Pr 260 c1

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A. Zoologie

TOME XXI

Eugène SÉGUY

INTRODUCTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DE L'AILE DES INSECTES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1959

Source : MNHN, Paris

urce : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pr 260 C 1
2e ex.

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Zoologie

TOME XXI

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1959

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule unique

	Pages
E. Séguy, Introduction à l'étude morphologique de l'aile des Insectes	1-248

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie. Tome XXI

INTRODUCTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DE L'AILE DES INSECTES

par Eugène Séguy

AVANT-PROPOS

L'aile des Insectes a une importance biologique et systématique considérable. Son étude est pour une grande part celle des Insectes pourvus d'ailes. Mais on ne trouvera pas ici un traité d'entomologie. Le présent travail est un résumé de nos connaissances ptéronologiques sur les Insectes actuellement vivants. Il doit permettre d'effectuer des recherches plus complètes sur les organes alaires de tel ou tel groupe particulier.

Il est encore impossible d'étudier ici les ailes de tous les genres d'Insectes ou d'écrire un « précis » utile aux spécialistes de tel ou tel groupe. La multiplication des exemples, en compliquant l'exposé par l'emploi d'un grand nombre de caractères — souvent lacunaires — rendrait un tel précis rapidement inutilisable.

Le système proposé par Comstock et Needham a été adopté. La nomenclature qu'ils préconisent a fait ses preuves. Elle est unanimement suivie. On sait qu'elle est basée sur le parallélisme qui existe souvent entre la position des trachées dans la ptérothèque nymphale et le parcours suivi dans l'aile par les principales nervures. Ce fait d'observation, indépendant de toute hypothèse, a donné des résultats féconds. Les changements d'appellation proposés depuis ne peuvent être qu'une source de confusion. Ils compliqueraient inutilement une question difficile.

La loi d'alternance proposée par Adolph et reprise avec succès par le Professeur Auguste Lameere a été utilisée ici. La proposition du savant belge sur le statut de la nervure médiane antérieure a été adoptée, mais assouplie. Elle était trop rigide en ne reconnaissant cette nervure qu'aux ailes des Archiptérygotes. La médiane est inconstante chez les Ptérygotes, mais elle apparaît parfois avec une telle évidence qu'il est difficile de ne pas en tenir compte. Il reste malgré tout que nos connaissances sur cette nervure laissent de nombreuses inconnues. Les échantillons fossiles qui pourraient nous guider ne montrent pas suffisamment leur articulation basalaire.

Source : MNHN, Paris

Un autre point à préciser est celui de la nature de la formation connue sous le nom de « pli vannal ». Je la décris chez les Insectes où elle est apparente. Sa présence paraît assez générale.

L'aile du prototype Insecte nous manque absolument. Elle aurait permis de répondre à toutes les inconnues qui subsistent encore. Nous ne savons rien de certain sur l'origine des Insectes, malgré une multitude d'hypothèses ingénieuses. Nous ne savons pas par quel moyen ils ont acquis des ailes. Nous n'avons aucun document sur l'articulation basale qui existait sur les ailes des Arthropodes plus anciens que ceux que l'on connaît du Carbonifère supérieur.

Ces lacunes montrent le danger de reconstituer, sans document, une aile d'insecte primitif. Une pareille reconstitution — avec la part d'imagination qu'elle suppose — amène obligatoirement à des erreurs d'identification organiques.

Je dois un hommage de reconnaissance à ceux qui ont écrit sur les ailes des insectes depuis 150 ans. On trouvera leurs noms dans les listes bibliographiques. Plusieurs faits leur ont été empruntés et justifiés. D'autres, très ingénieux, ont été abandonnés, pour ne pas étendre indéfiniment ce volume.

Ce travail comporte deux parties. La première est une étude analytique de l'aile et de ses dépendances où l'appareil critique a été réduit au minimum. La deuxième partie est un exposé systématique des exemples caractéristiques pris dans les différents ordres d'insectes ailés.

Les chiffres en caractères gras placés dans le texte renvoient aux numéros des paragraphes correspondants. L'abréviation *e. g.* signifie *exemplum gratia*, par exemple.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

ADOLPH : *Ueber Insektenflügel.* Nova Acta d. k. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., XLI, 1879, p. 215-291, 6 pl; *Zur Morphologie der Ephemeridenflügel,* I. c., CVI, 1920, p. 1-74, 15 pl., 2 figs.

BERLESE : *Gli Insetti,* Milan, 1909-1925.

COMSTOCK : *The Wings of Insects,* Ithaca (N.Y.), 1918; *Introduction to Entomology,* Ithaca (N.Y.), 1936.

COMSTOCK et NEEDHAM : Amer. Nat., XXXII-XXXIII, 1898-99.

CUÉNOT : *L'évolution biologique,* Paris (Masson), 1951.

FROST : *General Entomology,* N.Y. et Lond. (MacGraw Hill), 1942.

GRASSÉ : *Traité de Zoologie,* IX-X, Paris (Masson), 1949-1951.

HANDLIRSCH ap. KUKENTHAL : *Handbuch d. Zool.,* I.

HENNEGUY : *Les Insectes,* Paris (Masson), 1904.

IMMS : *Textbook of Entomology,* London, 1957.

KUKENTHAL : *Handbuch der Zoologie,* IV. I, Insecta I, von Anton HANDLIRSCH, Berlin, 1926.

LAMEERE : *Précis de Zoologie,* t. IV et V, Liège, Inst. Torley-Rousseau, et Paris (Doin), 1938.

SCHRÖDER, *Handbuch der Entomologie,* Iéna (Fischer), 1912-1929.

SNODGRASS : *Principles of Insect Morphology,* N.Y. (MacGraw Hill), 1935.

TILLYARD : *Panorpoid complex,* Proc. Linn. Soc., N.S.W., XLIII, 1918 et XLIV, 1919.

WHEELER : *Les Sociétés d'Insectes,* Paris (Doin), 1926.

WOODWORTH : *The Wing veins of Insects,* Univ. Calif. Publ., Agric. Exp. St., Techn. Rull., ent., 1, 1906.

ZALESSKY : Proc. ent. Soc. London (A) XIX, 1944, p. 37-47, 14 figs.

ZEUNER : *Fossil Orthoptera Ensifera,* London (B.M.), 1939.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE ANALYTIQUE
DE L'AILE ET DE SES DÉPENDANCES

TECHNIQUE

Ailes imaginales. — Ordinairement les ailes pourront être observées sur les insectes montés sur une épingle, sans les détacher. Il suffira d'orienter le sujet et de l'éclairer convenablement.

L'observation est parfois incommode sur l'insecte entier. L'aile détachée sera montée à sec sur une lame. Si elle est fripée elle sera placée sur un porte-objet, dans une goutte d'eau faiblement acétifiée, pour obtenir son étalement. On peut chauffer avec précaution sur la veilleuse d'un bunsen. L'eau éloignée est remplacée par de l'alcool qu'on laisse évaporer. L'aile s'étale spontanément sur le verre. En cas de difficulté, on utilisera avec précaution (les ailes des insectes sont des objets très fragiles) un pinceau fin et très doux, de préférence en poils de chameau, la marte ne vaut rien. On recouvre d'une lamelle ou d'une lame mince plus ou moins grande. Le couvre-objet est fixé d'une manière quelconque (gomme sucrée, gomme laque, baume), une gouttelette à chaque coin.

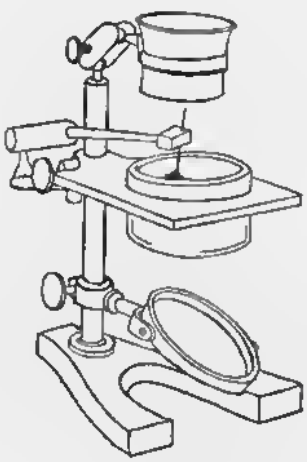

FIG. 1.
Appareil de Vassal.

Les ailes des grandes espèces peuvent être montées à sec, entre deux lames de verre. On maintient l'ensemble au moyen de deux bandes de papier, d'un fil de coton ou de caoutchouc. Les écailles des ailes des papillons, des Trichoptères, des moustiques, seront placées contre une lamelle par « frottis ». La face externe de l'écaille est ainsi tournée vers l'observateur. On utilisera des lamelles très minces permettant l'emploi d'objectifs puissants. Le montage se fait à sec.

Source : MNHN, Paris

L'appareil de M. Vassal peut être employé pour étudier les ailes des Lépidoptères sans les détacher. C'est une loupe montée sur un statif dont la platine est remplacée par un cristallisoir (fig. 1). Ce cristallisoir est rempli de benzine. Un bras articulé permet d'orienter l'objet dans le liquide. Cet artifice met en évidence les nervures invisibles sous les écailles. Il est sans danger pour les échantillons si la benzine est très pure.

Les ailes des Microlépidoptères seront « blanchies » par une lessive alcaline, soude ou potasse, mais toujours à froid. Laver. Sécher. Monter dans la glycérine. L'aile devient transparente. Chauffer avec précaution pour chasser les bulles d'air. Ce procédé permet d'étudier la nervation plus facilement que le montage au baume qui rend les objets trop transparents.

Les ailes de certains insectes (mouches, éphémères) peuvent être traitées par la soude ou la potasse caustique à 10-15 %, pendant 24 ou 48 heures. Ce traitement brise les connexions qui existent entre les deux feuillets des ailes membraneuses. Ces feuillets, supérieur et inférieur, peuvent être séparés, découpés sur les bords et montés dans la glycérine, entre lame et lamelle.

La coloration des ailes peut se faire au moyen du pyrogallol, du Ziehl dilué ou de l'hémalun. Laisser douze heures en contact. Monter au baume.

Ailes nymphales. — C'est avant la dernière mue seulement que la nervation peut s'étudier plus facilement. Les trajets des trachées sont alors distincts. Dans l'aile imaginale ces trajets peuvent s'oblitérer et des confusions se produisent entre les longitudinales et les transversales qui prennent le même aspect.

Comstock traite les ailes des nymphes par le formol à 4 % qui pénètre les tissus et les rend translucides, tandis que les trachées restent remplies d'air et se montrent en noir dans l'examen par transparence.

Pour le montage on emploie la gélatine glycérinée, en refroidissant rapidement la préparation afin d'empêcher cette substance de pénétrer dans les trachées. Mais celles-ci deviennent indistinctes par la suite.

On peut encore utiliser le baume oxydé. L'objet déshydraté est plongé quelques instants dans le xylol, ou mieux dans l'essence de girofle. Lorsque la préparation est tombée sur le fond, elle est épongée sur un papier épais, non pelucheux, en prenant soin d'éviter le dessèchement. Une parcelle de baume est fondue sur la lame. On y place l'objet qui est recouvert par une lamelle portant également une goutte de baume. Les bulles d'air sont éloignées en passant rapidement la préparation dans la flamme d'un bunsen. Refroidir brusquement. Une préparation réussie montre les trachées et les nervures en noir, le baume n'ayant pas pénétré.

Les trachées dont l'étude doit être très poussée seront imprégnées par le procédé du Prof. Wigglesworth, naphthénate de cobalt et réduction en sulfure insoluble.

Pièces basales articulaires. — Les mouvements d'extension des ailes avant le vol, ou de repli après le vol, sont exécutés trop rapidement pour être observés facilement sur un insecte vivant. Mais l'action de l'aile et les différentes opérations effectuées par le mécanisme fléchisseur peuvent

Source : MNHN, Paris

être étudiés assez facilement sur les spécimens tués récemment ou « endormis » par un procédé quelconque. Des insectes assez grands : sauterelle, abeille, mouche, Panorpe, pourront être utilisés.

Si l'aile d'un spécimen frais est lentement repliée sur le dos, puis ramenée en avant dans la position de vol, on peut observer les actions provoquées par la base des nervures sur les différents sclérites articulaires, ainsi que les mouvements des sclérites les uns par rapport aux autres.

Le travail probable du mécanisme fléchisseur chez l'insecte vivant peut être déduit d'après l'action des différentes parties chez un spécimen mort.

L'isolement des sclérites articulaires se fait sur un insecte coupé en long suivant la ligne médiane. La moitié du corps est étalée sur une lame ou dans une cuvette, et les pièces recherchées sont extraites par dissection suivant les procédés habituels. Elles sont montées en préparation.

Coupes. — L'étude fine de certains organes peut exiger l'emploi du microtome. Les pièces très fortement chitinisées seront traitées par une solution de potasse caustique. Après lavage et déshydratation, les pièces très dures, telles que les élytres, seront trempées dans une solution de collodion à 5 %. Celles de consistance moyenne peuvent être incluses, comme d'ordinaire, dans la paraffine. Les objets seront coupés au rasoir oblique. La coloration demande l'hématoxyline ou le carmin aluné dilués.

Dessin. — Les dessins d'ensemble peuvent être effectués au moyen d'un agrandisseur photographique vertical. Les détails seront reproduits par les procédés habituels, chambre claire adaptée à un microscope, ou miroir. La projection directe de l'objet microscopique, ou l'usage d'un miroir, déforment moins les images.

Le dessin au moyen d'un oculaire de Oehlert ou de Bazin utilise un disque de verre portant un quadrillage régulier. Ce procédé d'agrandissement dit « au carreau » a l'avantage de respecter les proportions exactes de l'objet.

La photographie, lorsqu'elle peut être employée, donne de bonnes images d'ensemble. La reproduction détaillée des pièces basales superposées demande la mise en œuvre de procédés opératoires particuliers.

Références. — Bayard : *Bull. Soc. fr. Micr.*, I, 1932, p. 67. — Comstock : Wings of Insects, p. 415. — Eltringham : *Trans. ent. Soc. Lond.*, LXXXVI, 1937, p. 135. — Fernald : *Amer. M. Micr. J.*, I, 1880, p. 172. — Spieth : *Ent. News*, XLIII, 1932, p. 103. — Tillyard : *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, XXXIX, 1914, p. 204. — Vassal : *Amateur de Papillons*, VI, 1932, p. 158. — Wigglesworth : *Quart. J. micr. Sc.*, XCI, 1950, p. 217.

Source : MNHN, Paris

LES AILES

ET LES GRANDES DIVISIONS DES INSECTES

Chez les Oiseaux et les Chauves-souris, les ailes sont les membres antérieurs transformés pour permettre le vol. Chez les Insectes, les ailes sont des organes supplémentaires ajoutés à l'appareil locomoteur ambulatoire.

Le vol des insectes est soumis, non seulement aux organes moteurs, mais aussi à la forme de l'aile et à la nature des battements qui entraînent des variations morphologiques considérables.

1. — Depuis Aristote les auteurs divisent les insectes en Aptérygotes ou insectes aptères, et Ptérygotes ou insectes ailés.

Les Aptérygotes (Aptilotes de Lameere), insectes primitivement aptères, comprennent les Thysanoures et les Collemboles. Ces derniers se rattachent au type Machiloïde, représentant actuel des insectes primitifs.

Les Ptérygotes (Ptilotes de Lameere), insectes ailés, forment un groupe homogène si l'on considère l'uniformité du plan de la nervation alaire. On les divise en Paléoptères et en Néoptères (**376**).

2. — Les Paléoptères (ou Paléoptilotes de Lameere) comprennent les formes primitives. Ils portent des ailes mobiles dans le sens vertical seulement, les antérieures ne couvrant pas les postérieures. Les ailes présentent une nervure médiane antérieure haute (ou saillante, ou convexe).

Les Néoptères (Néoptilotes de Lameere) comprennent des formes récentes. Les ailes peuvent se replier sur la face dorsale de l'abdomen et, au repos, les antérieures peuvent recouvrir les postérieures. Ces dernières sont munies d'une membrane flottante ou néala. Elles peuvent perdre la médiane antérieure convexe.

3. — Parmi les groupes d'insectes actuellement vivants, seuls les Ephémères et les Odonates appartiennent aux Paléoptères. Les représentants de ces Ptérygotes étaient nombreux à la fin de l'ère primaire.

Les insectes reconnus pour être les plus anciens ont été trouvés dans les couches inférieures du Carbonifère supérieur. Ce sont des formes déjà spécialisées et il est probable que la plupart des ordres d'insectes actuels devaient être représentés à cette époque. Le Professeur Lemche a d'ailleurs fait remarquer que les insectes Paléodictyoptères dont les ailes pouvaient se mouvoir de haut en bas, et les Protoblattoïdes dont les ailes se pliaient en arrière, sont apparus simultanément. Ces deux groupes peuvent être reconnus parmi les débris des plus anciens Ptérygotes connus provenant des mêmes gisements.

Source : MNHN, Paris

Nous ne savons à peu près rien sur les insectes qui ont précédé ceux qui vivaient à l'époque du Carbonifère. Un type d'Aptérygote déjà spécialisé (Collembole) a été trouvé dans le Dévonien moyen de l'Ecosse. Cette découverte n'apporte rien à la connaissance des ailes. Il en résulte que le document alaire le plus ancien reste celui du Paléodictyoptère que nous connaissons.

Les ailes des Protoinsectes

4. — Les insectes du Carbonifère étaient munis de deux paires d'ailes dont la structure est comparable à celle des insectes actuels. Mais plusieurs de ces fossiles présentent, en plus des ailes prothoraciques, deux expansions foliacées, aplaties, immobiles, insérées latéralement sur le pronotum (fig. 2).

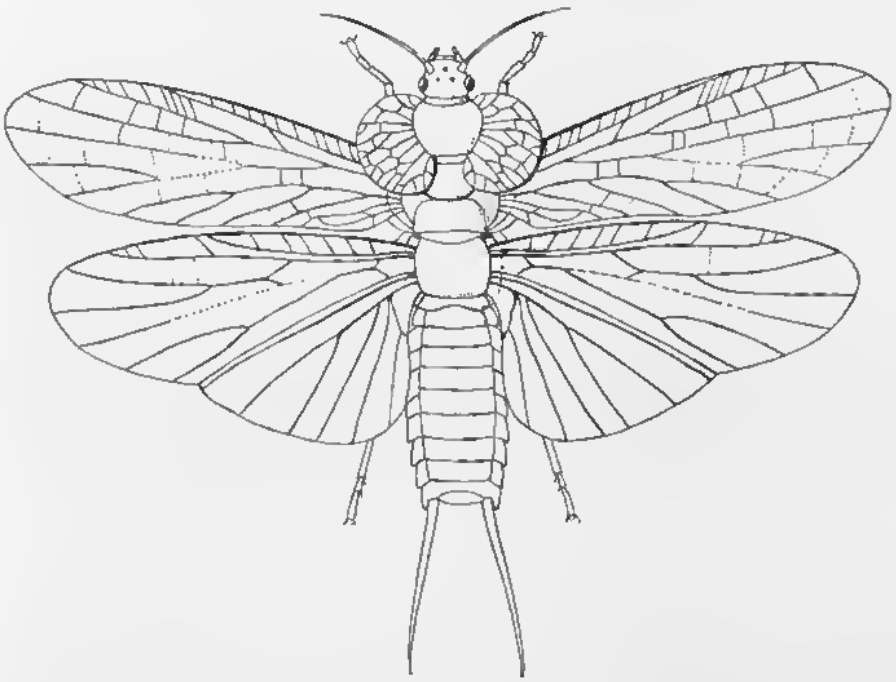

FIG. 2. — *Lemmatophora typica* Tillyard *(Protoperlaria)* d'après Tillyard.

Les neuf premiers segments abdominaux de ces insectes portent également des lobes ou apophyses lamellaires semblables à celles du pronotum. Chez le *Stenodyctia lobata* ces lames paraissent être des prolongements des tergites. Leur tégument est identique et leur surface porte la même granulation foncière. Ces apophyses sont des ailettes homodynames aux ailerons prothoraciques et aux ailes proprement dites.

Source : MNHN, Paris

5. — Cette spécialisation lobaire se serait d'abord amorcée sur les trois somites thoraciques, chacun des trois segments étant muni latéralement d'une expansion flabelliforme. Chez les insectes primitifs ces expansions paranotales, comparables aux plèvres thoraciques (que l'on peut observer chez les Thysanoures), ont pu se développer par mutations successives près du centre de gravité du corps. Ces plèvres, sullisamment élargies, ont pu servir de parachute, organe passif, chez les insectes sautant à l'aide de styles du neuvième segment abdominal, ou chez les insectes qui s'élançaient d'une certaine hauteur pour atteindre, en planant, un point éloigné.

Les modifications mécaniques qui ont résulté de l'évolution des lobes méso- et métathoraciques ont provoqué la formation du ptérothorax que nous observons actuellement chez les formes vivantes. Par la suite les lobes auraient acquis des trachées, des nerfs et une articulation basale leur permettant de développer leur indépendance.

6. — L'aile des insectes actuels aurait ainsi évolué depuis le planeur formé par un lobe ou une expansion pleurale, jusqu'à l'aile battante permettant le vol dirigé.

C'est en résumé ce que les auteurs ont observé sur les insectes actuels, la Blatte, le Criquet, les Termites et divers Hétéroptères ou Homoptères. Dans toutes ces formes les ailes sont des expansions du bord postéro-externe du méso- et du métanotum. Au début de l'évolution le rudiment alaire est en continuité avec le notum; plus tard, au stade nymphal, une articulation apparaît à la base et permet à l'aile de se placer au-dessus du notum. Quand les trachées ont pénétré dans le sac alaire, les pièces squelettiques se différencient à la base des rudiments alaires. Des muscles s'attachent sur ces pièces qui permettront les mouvements de l'aile.

7. — Un des premiers caractères évolutifs des lobes paranotaux des Ptérygotes primitifs a été l'acquisition d'une ligne mince et flexible située à la base de chaque lobe au niveau de l'union des plaques tergale et pleurale. Ces lobes, ainsi rendus plus ou moins mobiles, ont été renforcés dans leur région distale par l'épaississement progressif du réseau tégumentaire superficiel. Ces épaississements réticulaires originellement homodynames (archédictyon) sont progressivement réduits à des hexagones — ou dans les espaces étroits — à des nervures transverses parallèles. Ils se transformeront en nervures spécialisées *(pterygostia)* de plus en plus rigides et de moins en moins nombreuses. La différenciation des nervures est obtenue (fig. 21).

Ces spécialisations se sont produites indépendamment sur les deux paires d'ailes. Le système de nervation s'engage dans deux voies d'adaptation différentes déterminées par l'évolution de l'articulation basale et le rétrécissement de la base de l'aile qui, en formant des plis, déterminera la qualité des nervures. Ces deux modes d'adaptation donnent les caractères de deux grands groupes d'insectes : les Paléoptères et les Néoptères.

Les nervures resteront nombreuses chez les Paléoptères et les Néoptères polynéoptères, moins nombreuses chez les Néoptères paranéoptères et oligonéoptères.

Source : MNHN, Paris

8. — Modifications tergo-pleurales provoquées par le développement du système alaire. — La transformation des lobes paranotaux en organes alaires indépendants et fonctionnels a modifié profondément la morphologie primitive somatique. Les téguments se sont épaissis pour résister aux perturbations provoquées par les mouvements du système alaire. En même temps la cavité thoracique s'est développée de manière à loger et à supporter le mécanisme moteur du système.

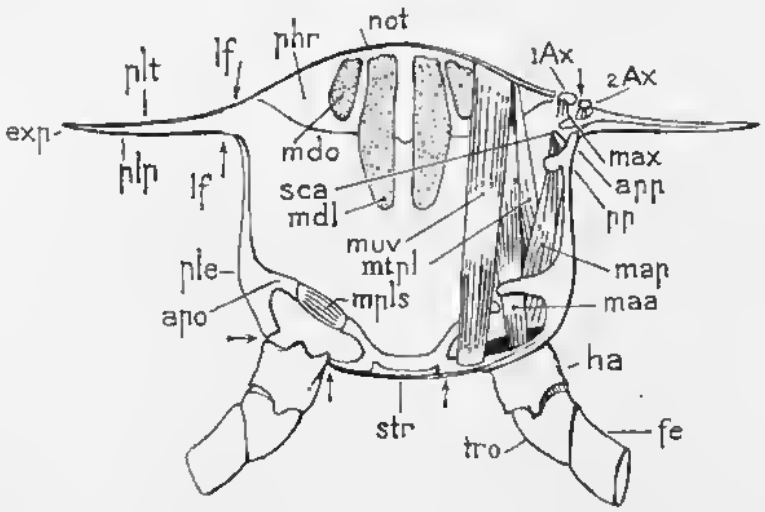

FIG. 3. — Coupe transversale schématique du ptérothorax d'un Insecte. A gauche, expansion paranotale; à droite, développement de l'articulation basalaire. — *apo*, apodème; *app*, apophyse pleurale; *Ax*, sclérites axillaires; *exp*, expansion paranotale; *fe*, fémur; *ha*, hanche; *lf*, ligne de flexion; *maa*, muscles de l'appareil ambulatoire; *map*, muscle de l'apophyse pleurale; *max*, muscle axillaire; *mdl*, muscles dorso-longitudinaux médians; *mdo*, muscles dorso-latéraux obliques; *mpls*, muscle pleuro-sternal; *mtpl*, muscle tergo-pleural; *muv*, muscles verticaux (dorso-ventraux); *not*, *notum*; *phr*, phragma; *ple*, pleures; *plp*, plage pleurale; *plt*, plage tergale; *pp*, prolongement pleural préalaire; *sca*, sclérite basalaire avec son muscle; *str*, sternite; *tro*, trochanter.
Le signe → indique les zones d'articulation.

Les plaques pleurales des segments thoraciques ont fourni un support pour les lobes paranotaux placés en dessous. Les caractères présentés par les pièces pleurales ptérothoraciques résultent d'adaptations aux mécanismes moteurs des ailes perfectionnés ultérieurement. La suture pleurale thoracique des Ptérygotes est homogène, celle des Aptérygotes est hétérogène.

9. — Afin d'obtenir le maximum d'efficacité pour l'appareil moteur, l'indépendance des différentes plaques tergales a été progressivement réduite ou supprimée par la sclérose de certaines sutures transversales et latérales. La cohésion des pièces a été ensuite obtenue par le développement des lèvres acrotergales antérieures du métatergum et du premier sternite abdominal dans les régions intersegmentaires (fig. 3).

10. — Toutes ces modifications ont pour but de perfectionner la mobilisation de l'aile. Pour obtenir l'utilisation aérienne il était indispensable

Source : MNHN, Paris

d'acquérir une articulation basale suffisamment souple pour permettre la rotation des expansions paranotales vers l'arrière et extérieurement vers l'avant, puis de faire mouvoir ces expansions de haut en bas (93).

La différenciation progressive (morphologique et physiologique) des sclérites basalaires ou axillaires devait permettre aux Protoinsectes d'acquérir ce mécanisme de contrôle. Ce mécanisme, en agissant séparément sur les mouvements de chaque aile, et plus tard de chaque nervure, a permis l'obtention du contrôle et de la direction du vol.

Les ailes des insectes actuels

11. — Quatre théories principales ont été proposées pour expliquer l'origine des ailes des insectes : une théorie branchiale, une théorie stigmatique, une théorie paranotale, une théorie parapodiale. Les trois premières théories ont été étudiées par Woodworth (1906) et par Crampton (1916). La théorie parapodiale est due à M.R.B. Goldschmidt.

Il ne peut être question de discuter ici les théories qui font dériver l'aile des insectes des branchies trachéennes ou d'expansions paranotales. Le point de départ manque. Nous ne savons rien sur l'origine des insectes, ni comment ils ont acquis des ailes.

La théorie paranotale a été adoptée par la majorité des entomologistes. Peut-être à cause de sa simplicité et des exemples tirés des insectes fossiles. Mais comme les autres théories, branchiale, stigmatique ou parapodiale, la théorie paranotale pourrait supporter d'autres recherches, pour que l'on puisse juger de sa valeur en connaissance de cause.

Théories sur l'origine des ailes

12. — Théorie branchiale. — Suivant Gegenbauer, les Ptérygotes dérivent de formes aquatiques, et leurs ailes proviendraient de branchies trachéennes thoraciques ayant perdu leur fonction originelle et s'étant adaptées au vol. Redtenbacher a même observé que le caractère branchial des ailes pouvait être reversible. Les branchies pourraient devenir des ailes, mais par la suite les ailes peuvent, à leur tour, se transformer en branchies trachéennes.

Mais la position des branchies trachéennes n'est pas forcément constante. Elles peuvent se développer sur la partie médiane des tergites, des sternites et des pleurites, sur la tête, entre les ailes et à l'extrémité de l'abdomen, pas nécessairement sur les pleurites alifères.

Chez les imagos des *Pteronarcys* (Plécoptères), les branchies larvaires persistent sur les segments thoraciques et à la base de l'abdomen.

13. — D'autre part, si l'on admet la présence de branchies trachéennes, il faut admettre également que les ancêtres ailés ont été aquatiques pendant une certaine période. Durant cette période ils ont développé leurs

Source : MNHN, Paris

branchies : celles-ci se seraient transformées en ailes lorsque les insectes sont devenus terrestres pour la seconde fois.

Selon Handlirsch les Paléodictyoptères étaient amphibies, mais Comstock fait justement remarquer qu'il est difficile d'imaginer des nymphes d'insectes munies de bourgeons alaires étendus, immobiles et rigides, nageant dans l'eau.

14. — Dans les études sur le développement des histoblastes chez les larves des Diptères Volucelles, Künckel a montré que l'aile est une formation épidermique qui existe alors que les trachées n'ont pas pénétré l'histoblaste alaire. Ce n'est que lorsque la nymphe est définitivement formée que les trachées se développent et envoient des trachéoles dans la ptérothèque.

15. — **Théorie stigmatique.** — Les stigmates profondément modifiés permettent le développement des rudiments alaires.

Les stigmates (comme les ailes) sont ordinairement situés sur la membrane conjonctive qui sépare l'épimère de la pièce tergale correspondante. Sur cette conjonctive se trouvent placés les sclérites ou épidèmes articulaires de l'aile. La membrane alaire procéderait de cette conjonctive (Plateau).

16. — On sait que dans le système respiratoire dit «péripneustique» les stigmates sont placés en rangées régulières de chaque côté du corps. Théoriquement les stigmates prothoraciques, métathoraciques et abdominaux sont ouverts. Ceux du mésonotum sont fermés ou oblitérés. Cette absence d'orifices respiratoires sur le ptérothorax donne une certaine vraisemblance à l'idée de Carus, pour qui les ailes sont constituées par des trachées rejetées hors du corps et enfermées entre deux lames tégumentaires. Weissman admet aussi que les évaginations sacciformes de la paroi du corps ont été provoquées par une poussée des troncs trachéens contre le tégument thoracique.

17. — Indépendamment de Plateau, Verson, puis Tower, admettent que l'aile provient des éléments des stigmates pleuraux. Verson (1890) a étudié l'embryon du Lépidoptère *Bombyx Mori*, et Tower (1903) celui du Coléoptère *Leptinotarsa decemlineata*. Ils affirment que les ailes et les stigmates naissent sur les côtés des segments, en positions homologues, déterminées par l'insertion de muscles homodynames.

L'aile et l'élytre des Coléoptères proviendraient des disques imaginaux stigmatiques du méso- et du métathorax. L'aile serait fournie par le disque imaginal entier, l'ébauche élytrale dérive de la fraction restante du disque imaginal après le déplacement vers l'avant de l'orifice stigmatique.

18. — **Théorie paranotale.** — L'étude du développement des insectes permet de croire que les ailes et les pattes ont une conformité d'origine. Ces appendices se forment par refoulement à l'extérieur de la membrane tégumentaire. L'aile serait, comme le pensait V. Audouin, un appendice sacciforme dans lequel sont disposés des trachées et des nerfs, comme dans les pattes ou tout autre organe. Les cuillerons des Diptères seraient des expansions des marges scutellaires.

D'après Müller les ailes dérivent de dilatations tergales adaptées à la fonction du vol. Dans son étude sur l'aile des Coléoptères Scolytides.

Source : MNHN, Paris

P. B. Powell admet que les ailes proviennent des plis formés aux dépens de l'hypoderme du tergum — ou des pleures — ou de ces deux parties. Cette théorie alternative a été nommée théorie paranotale par Crampton.

19. — Les ailes proviendraient d'expansions ou d'apophyses latérales correspondant aux marges tergales et pleurales des segments thoraciques (*paranota*), Ces expansions sont comparables à celles que l'on observe sur

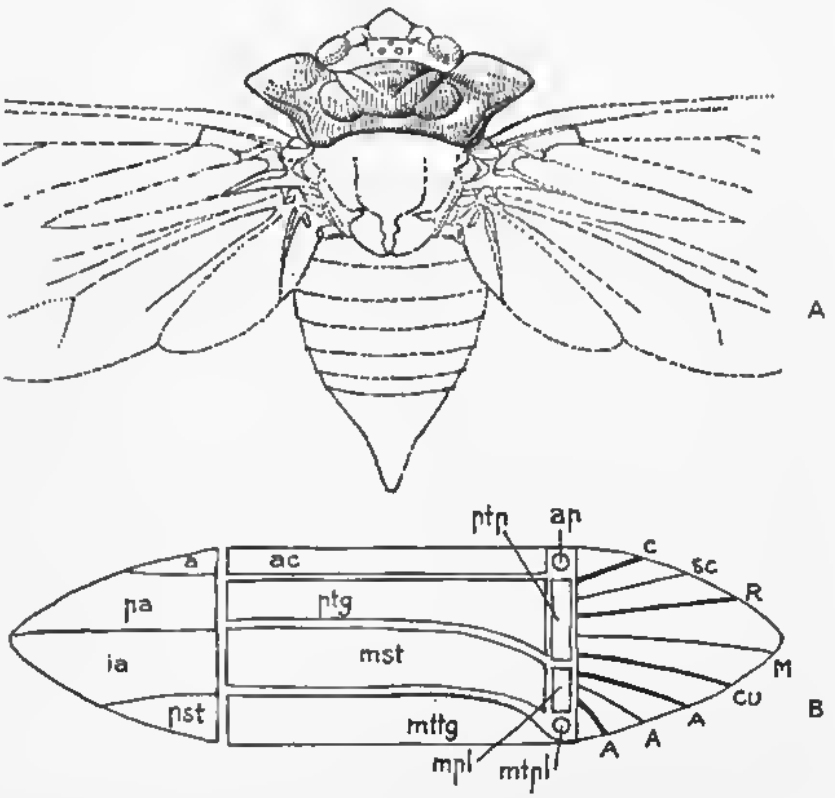

Fig. 4. — A, *Zammara strepens* A. S. (Homopt.), expansions paranotales. — B, Théorie de Voss-Berlese sur l'origine des ailes. — A, nervures anales; *a*, antéaile; *ac*, acrotergite; *ap*, acropleure; C, nervure costale; *cu*, cubitale; *ia*, interaile; M, nervure médiane; *mpl*, mésopleure; *mst*, mésotergite; *mtpl*, métapleure; *mttg*, métatergite; *pa*, préaile; *pst*, postaile; *ptg*, protergite; *ptp*, ptéropleure; *R*, nervure radiale; *sc*, nervure sous-costale.

le prothorax du *Lemmatophora* (fig. 2) et d'autres insectes fossiles. On en trouve actuellement des vestiges chez les nymphes des *Calotermes*, de certaines Mantides, chez les Lépismides, chez quelques Hétéroptères (Tingitides), ou Homoptères (e.g. *Platypleura*, *Zammara* (fig. 4), sur l'abdomen de quelques Phasmides, chez les larves des Coléoptères Lycides ou Silphides. Les rudiments alaires prothoraciques se rencontrent chez les Lépidoptères dont le pronotum porte des pièces latérales saillantes, articulées et mobiles, ou *patagia* (collier des auteurs modernes) (prothétélie de Folsom et Wardle).

Source : MNHN, Paris

20. — Les expansions alaires sont formées de deux lames; la lame supérieure correspond à la partie tergale qui la supporte; la lame inférieure à la partie pleurale du thorax. Ces lames sont composées des mêmes éléments que la paroi du corps : cuticule, épiderme et membrane basale. Ces apophyses communiquent avec la cavité du corps. Elles renferment ce que l'on trouve dans le thorax : épiderme avec des terminaisons nerveuses, sang, nerfs et trachées, mais pas de muscles.

Théoriquement l'insecte peut porter trois paires d'ailes; l'une dépend du pronotum, la deuxième du mésonotum, la troisième du métanotum. L'évolution a profondément modifié ces trois paires. La paire pronotale est supprimée ou réduite à l'état d'apophyses immobiles, infonctionnelles.

21. — Les ailes mésothoraciques *(mesala)* et métathoraciques *(metala)* sont celles que l'on observe le plus communément chez les insectes tétraptères. Elles peuvent se réduire ou se transformer; les premières peuvent devenir des élytres et les secondes des balanciers.

Suivant Berlese, les ailes mésothoraciques et métathoraciques se décomposent en autant de zones qu'il existe de sclérites distincts dans les *terga* (fig. 4).

A l'acrotergite correspond l'antéaile qui forme les paraptères ou *tegulae*. Le protergite porte la préaile constituée par les régions alaires costale, radiale et cubitale.

Le mésotergite porte l'interaile qui comprend la région anale.

Le métatergite donne la postaile représentée par le champ jugal.

22. — L'aile fonctionnelle des insectes serait fournie par des expansions protergale et mésotergale qui donnent respectivement les champs costo-radial et cubito-anal. La nervation de ces deux champs est plus ou moins homogène sur la ligne médiane longitudinale. Le mode d'insertion de l'aile paraît vérifier cette théorie.

La dualité apparente de chaque aile provient du fait que la deuxième ébauche trachéenne pénètre dans les bourgeons alaires par deux troncs indépendants dans les nervures en formation.

Comstock, Needham et Tower sont d'accord sur ce point. Le tronc costo-radial et le tronc cubito-anal forment dans l'aile deux groupes principaux, mais ceci ne prouve pas l'origine dichotomique de l'aile (fig. 15, A).

Il est encore remarquable qu'aucune forme d'insecte ailé ne rappelle que l'aile procède de deux tergites autrement que par le groupement des nervures. Les formes d'insectes archaïques qui ont précédé les Paléodictyoptères devaient avoir des ailes lobées ou divisées, au moins doubles.

23. — **Théorie parapodiale.** — Les recherches de M. R. B. Goldschmidt et de ses collaborateurs sur les Drosophiles podoptères permettent de croire que l'aile, appendice thoracique, n'est pas un organe préformé immuable, mais qu'elle pourrait bien être remplacée par un organe de substitution, par une patte si les circonstances sont favorables. La qualité de cette théorie est d'être reversible. Une patte peut avoir permis la formation d'une aile. Une mutation (homœotique) particulière de Drosophiles donne des individus qui montrent que les ailes et les pattes sont des organes homodynames. Ces recherches restent du domaine du laboratoire.

Source : MNHN, Paris

Particularités de développement

24. — Dans les ordres d'insectes hémimétaboles les ailes se forment extérieurement. Chez les insectes holométaboles les ailes restent à l'intérieur du corps jusqu'à ce qu'elles aient atteint un stade avancé de développement.

Les insectes hémimétaboles (exoptérygotes) sont soumis à des métamorphoses simples ou légères, rarement accompagnées par un stade pupal. Les ailes des hémimétaboles se développent à l'extérieur du corps de la même manière que les pattes, les pièces buccales ou les autres organes appendiculaires.

25. — Les bourgeons alaires apparaissent dès le deuxième ou le troisième âge nymphal. Ils se présentent comme des apophyses situées sur les bords latéraux du méso- et du métanotum, le long de la ligne de séparation où la suture pleurotergale se développera par la suite.

Chez la plupart des nymphes les bourgeons alaires sont le prolongement direct du tergum et paraissent être des excroissances postéro-latérales de cette région.

L'épiderme du bourgeon alaire est formé par une couche supérieure et par une couche inférieure qui correspondent aux surfaces dorsale et ventrale de l'aile. L'espace vide entre les deux couches correspond à la cavité alaire primitive : il renferme des nerfs, des trachées et du sang.

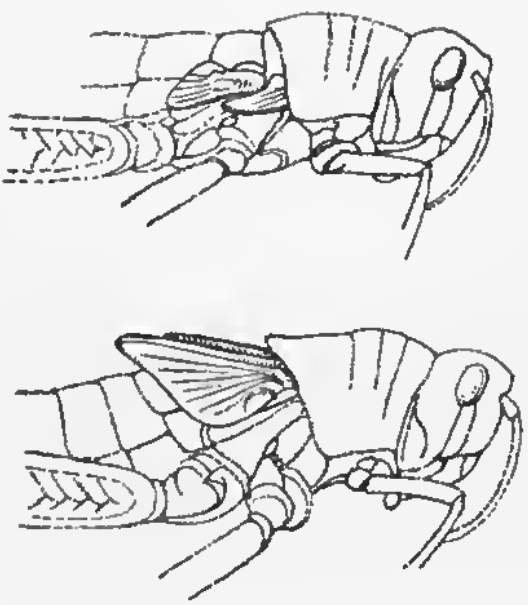

Fig. 5. — *Schistocerca peregrina* Oliv. (Orthopt.) jeunes anastrephoptères.

26. — Ces ébauches alaires se développent comme des sacs de plus en plus grands après chaque mue. Les changements externes dûs à la croissance sont relativement minimes et se traduisent par une augmentation de taille.

Les ébauches ne paraissent pas changer de structure jusqu'à ce qu'elles aient atteint leur taille définitive au moment de la transformation de l'imago. Jusqu'à cette transformation les ébauches alaires sont en continuité avec le notum. Chez les larves de l'Homoptère *Ptyelus Goudoti* les deux paires de ptérothèques

Source : MNHN, Paris

enveloppent largement la base de l'abdomen. L'articulation basalaire apparaîtra pendant le stade préimaginal.

27. — Lorsque l'aile est formée, l'épiderme disparaît et l'organe offre une structure cuticulaire. Les ailes n'atteignent tout leur développement et ne fonctionnent que chez l'imago, sauf chez les Ephémères qui muent encore une fois après avoir volé (subimago, **380**).

28. — Chez les Orthoptères jeunes, et particulièrement chez les Grylllides, les ébauches alaires recouvrent partiellement les pleures. A l'avant-dernier âge larvaire, les expansions effectuent une rotation d'environ 250°, autour de leur base d'insertion, orientée dans l'axe du corps. Cette rotation les amène en position dorsale, leur face inférieure devient supérieure et les ébauches alaires recouvrent alors celles des élytres. Au cours de la mue imaginale une nouvelle rotation de 360° autour du point basal ramène l'aile et l'élytre à leur position normale, les élytres recouvrant les ailes qui se replient longitudinalement. Ce mode de développement alaire (anastréphoptère) est connu seulement chez les Orthoptères (fig. 5).

Les Odonates présentent dans leur développement une torsion comparable de la partie basale de l'aile.

29. — Les insectes holométaboles (endoptérygotes) subissent une métamorphose complète, toujours accompagnée d'un stade nymphal ou pupal. Les ailes des holométaboles se développent à l'intérieur du corps pendant les stades larvaires. Leur période évolutive varie suivant les différents ordres d'insectes, depuis le stade embryonnaire jusqu'au dernier âge larvaire.

Chaque aile est essentiellement un petit sac hypodermique appelé « disque imaginal », histoblaste ou « bourgeon alaire », placé habituellement dans le voisinage d'une trachée latérale. Le bourgeon alaire est visible chez la larve du premier âge, et parfois même chez l'embryon.

30. — Ce bourgeon plus développé forme une cavité péripodiale *(pteropega)* au fond de laquelle la partie épaissie du bouton finit par s'évaginer. En même temps les parois de la poche s'amincissent mais restent en contact avec l'hypoderme. A un stade ultérieur la partie évaginée s'allonge vers le bas et formera un rudiment d'aile.

Le rudiment alaire est ensuite repoussé hors de la poche et, au dernier âge larvaire, apparaît parfois pendant la période prépupale. A ce moment les ailes sont déjà des organes indépendants.

31. — Au début du stade nymphal les rudiments alaires sont visibles extérieurement sur les parties latérales du corps. Au moment de l'éclosion de l'imago les ailes se montrent comme de petits sacs plissés. La pression sanguine les étend graduellement et ils atteignent leur entier développement quelques heures après.

Au dernier stade de leur développement les bourgeons alaires sont pourvus de trachéoles.

32. — On peut observer assez fréquemment dans les élevages, mais rarement dans la nature, des larves d'insectes holométaboles *(e.g.* Coléoptères) qui portent deux paires de vrais bourgeons alaires correspondant à des rudiments d'ailes et d'élytres. Cette anomalie de développement (prothétélie) doit être provoquée par un trouble métabolique au moment d'une mue. Mais on ne sait pas exactement pourquoi les différentes parties du

Source : MNHN, Paris

corps évoluent de façon asynchrone. Peut-être action des hormones des corpora allata, intoxication parasitaire ou chimique. Les tissus qui sont le siège d'un métaholisme intense sont les plus fortement touchés. On explique ainsi que les organes qui, lors de la métamorphose se trouvent à divers états de construction ou de destruction, puissent être intéressés.

33. — Ordinairement l'aile sert au vol chez les insectes, mais elle peut être transformée en organe sensoriel (*Ariasella*, Diptère), en appareil producteur de son (*Passalus*, Coléoptère), ou en appareil comparable à un balancier, mais favorisant le saut (*Amalopteryx*, Diptère, fig. 6).

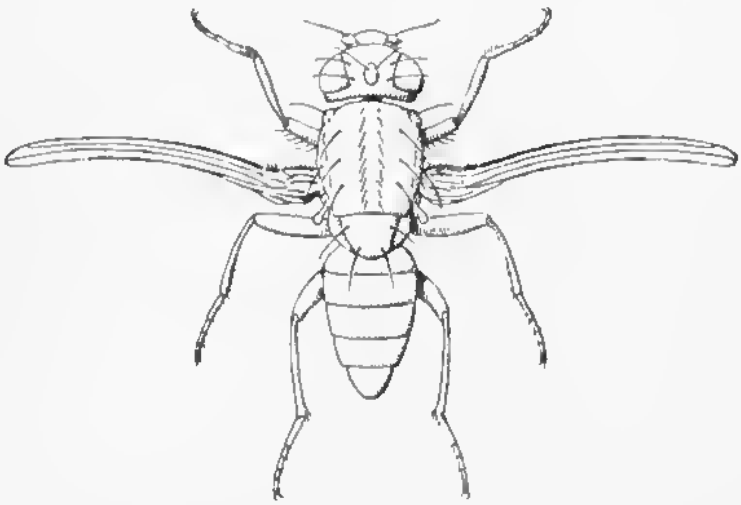

Fig. 6. — *Amalopteryx maritima* Eaton (Diptère).

Certains Hyménoptères parasites d'animaux aquatiques (*Polynema natans*, *Prestwichia aquatica*) dont les ailes sont munies de longs cils les utilisent pour nager. Le Diptère Chironomide *Pontomyia pacifica* (fig. 37) est soutenu à la surface de l'eau par les pattes intermédiaires et postéricures; les ailes vibrent rapidement et l'insecte progresse sur le liquide à la façon d'un hydroglisseur.

Références. — Audouin : *Ann. Sc. nat., Zool.*, I, 1824, p. 97, et 416 (thorax). — Comstock : Evolution and taxonomy, Wilder Quarter Cent. Book, 1893. — Crampton, *J.N.Y. ent. Soc.*, XXIV, 1916, p. 267 (théorie paranotale). — Gegenbauer : Grund. Vergl. Anat., Leipzig, 1870 (théorie branchiale). — Goldschmidt, *J. Morph.*, LXXVII, p. 71 et *Univ. Calif. publ., Zool.*, 55, p. 67 (théorie podoptère). — Handlirsch : Die Fossilen Insekten u. die Phylogenie der Rezenten Formen, Leipzig, 1906-08. — Kunckel : Les Volucelles, Paris (Masson), 1876. — Lemche : *Vidensk. Medd. nat. Foren.*, CIV, 1940, p. 127 et CVI, 1943, p. 287 (origine des ailes). — Martynov : *Rev. zool. russe*, IV, 1921, p. 155 et *Zs. morph. Oekol. Tiere*,

Source : MNHN, Paris

IV, 1925, p. 465 (origine et évolution des ailes). — MULLER : *Jena Zs.*, VII, 1873, p. 333, 451 et IX, 1875, p. 241 (ailes des Termites). — PLATEAU : *Stett. ent. Ztg.*, XXXII, 1871, p. 33 (origine). — POWELL : *J.N.Y. ent. Soc.*, XII, 1904, p. 237 (origine). — REDTENBACHER : *Ann. Naturh. Hofmus.*, I, 1896, p. 153 (théorie branchiale). — TOWER : *Zool. Jahrb., Anat.*, XVII, 1903, p. 517 (dév. ailes des Coléopt.). — VERSON : *Zool. Anz.*, XIII, 1890, p. 116 (ailes des Lépid.). — WADDINGTON : *Proc. Zool. Soc. Lond.*, (A), CXII, 1942, p. 13 (dévelop. des micropt.). — WOODWORTH : *Univ. Calif. Publ., Techn. Bull. Ent.*, n° 1, 1906 (théories alaires).

LA MEMBRANE ET SON REVÊTEMENT

La membrane

34. — Au moment de la formation définitive de l'aile, les cellules épidermiques des deux couches alaires (inférieure et supérieure) se développent rapidement. Les faces internes des deux couches s'accolent et les éléments cellulaires qui arrivent en contact peuvent disparaître. Les membranes basales se réunissent sur une grande partie de leur surface et forment une membrane médiane (Marshall) (fig. 7). Ce terme de membrane désigne une couche protoplasmique mince qui occupe une position axiale dans une coupe effectuée transversalement dans l'épaisseur de l'aile. Le développement de cette couche protoplasmique n'est pas continu pendant la croissance de l'aile; elle peut disparaître durant une certaine période, pour se reformer plus tard au même endroit.

Après la dernière mue, lorsque la croissance de l'expansion des ailes est terminée, la membrane se sclérose.

Chez les Coléoptères les deux couches qui forment la première paire d'ailes ou élytres ne sont pas toujours soudées. Elles sont alors réunies par des rangées de piliers chitineux (columelles) dont la trace externe peut être décelée par la ponctuation qui orne la surface du disque (fig. 7).

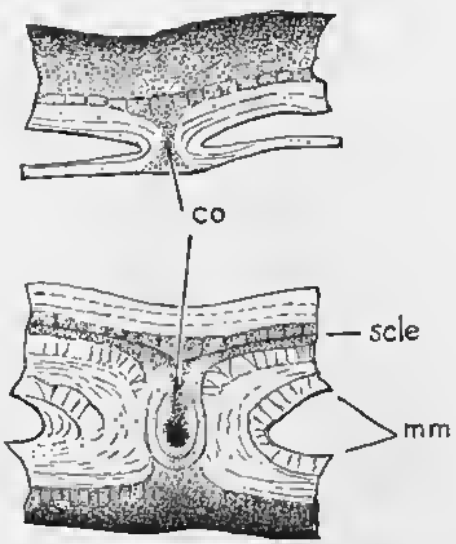

FIG. 7. — Coupe transverse d'un élytre d'*Onymacris* (Coléopt.) montrant les columelles (d'après Pryor). — *co*, columelles; *mm*, membrane médiane; *scle*, couche sclérifiée.

Source : MNHN, Paris

35. — La membrane de l'aile peut être plus ou moins brillamment colorée, comme le tégument du corps (couleurs physiques et pigmentaires). Elle peut être absolument lisse et semblable à un morceau de verre comme chez certains Odonates, quelques Diptères endoparasites (insectes gymnoptères), comme les plages des ailes des Lépidoptères de la famille des Sésies, des Danaïdes ou des Sphingides *(Hemaris fuciformis)*. L'aile volante des Coléoptères porte une membrane plus ou moins épaissie, lisse, transparente, brunie, ou parée de reflets métalliques. La teinte laiteuse des ailes est dûe à la présence d'un composé amorphe, la guanine.

36. — **Revêtement de la membrane.** — L'aile porte souvent des cils, des soies ou des écailles plus ou moins régulièrement répartis sur les deux faces ou disposés le long des nervures. Les formes dont les nervures portent des épines ou des uncinules sont dites uncipennes. Des soies plus ou moins longues peuvent être disposées en franges marginales, utiles pendant le vol.

La pilosité alaire peut comporter deux éléments : des microtriches ou des macrotriches. Ces derniers, plus ou moins modifiés, constituent les écailles.

37. — *Les microtriches.* — Les cils fins ou microtriches sont des productions cuticulaires microscopiques, dépourvues d'insertion (*aculae* chez les Lépidoptères). Ils sont placés indistinctement sur la membrane alaire et sur les nervures. Ils se développent uniformément dans la cuticule, au dessus de chaque cellule hypodermique non spécialisée.

L'irisation qui s'observe sur certaines ailes transparentes est dûe, soit à l'épaisseur et à la cohésion plus ou moins grande de membranes qui produisent le phénomène des « anneaux de Newton », soit à la disposition particulière des microtriches. Ces derniers, plus ou moins serrés, et leurs bases, plus ou moins rapprochées, donnent au tégument un aspect chagriné provoquant la réfraction de la lumière dans différentes directions.

38. — *Les macrotriches.* — Les macrotriches sont des poils mobiles développés à partir de cellules hypodermiques spécialisées. Ils sont habituellement implantés sur des pores d'insertion annulaires placés sur les nervures longitudinales ou leurs ramifications, exceptionnellement sur les nervures transverses (Mégaloptères Bérothides), rarement sur la membrane alaire. Les macrotriches peuvent avoir une fonction sensorielle (**61**).

Lors de la disparition de l'archédictyon, ou d'une nervure particulière, les macrotriches peuvent persister sur la membrane alaire dans leur disposition originelle. Leur persistance est un vestige de nervures oblitérées. En notant la position des macrotriches encore existants sur la membrane alaire des *Archichauloides*, des *Rhyacophila*, des *Rhyphus*, et en traçant une ligne suivant le réseau qui relie les pores d'insertion, il peut être possible, dans une certaine mesure, de reconstituer le parcours d'une nervure ou l'emplacement de l'archédictyon disparu.

39. — La ciliation alaire est parfois très développée dans les espèces de petite taille de plusieurs ordres (Trichoptères, *Chaetopteryx*, Embioptères).

Source : MNHN, Paris

Chez les Coléoptères Ptiliides, l'aile est réduite à une lanière, mais sa surface portante est augmentée par un grand développement des cils marginaux (fig. 102). Chez les Thysanoptères le bord de l'aile porte un alignement de soies plus ou moins longues articulées sur des saillies microscopiques. Ce dispositif assure une plus grande mobilité et permet aux cils de prendre des positions convenables pendant le vol ou le repos (fig. 78).

40. — *Les écailles.* — Ce sont des macrotriches spécialisés par aplatissement et striation. Les écailles sont réparties plus ou moins uniformément sur toute la surface de l'aile chez les Lépidoptères et certains Trichoptères. On observe également des écailles le long des nervures chez certains Psocoptères, chez quelques Diptères, sur les ailes des Planipennes, chez les Mégaloptères (Bérothides).

41. — Les écailles sont de forme et de grandeur variées. Celles des papillons sont ordinairement rectangulaires, pétiolées à la base, plus ou moins arrondies, échancrées ou denticulées (fig. 88).

Les écailles des Diptères *(Lepidomyia, Lepidophora, Lepidoselaga, Anthrax,* Culicides*)* et celles des Coléoptères sont ovales ou triangulaires; elles sont striées et pédonculées courtement, le bord antérieur peut être denticulé *(Ptinus)*, elles sont parfois réticulées, velues sur la face dorsale *(Hoplia)*.

42. — L'écaille des Lépidoptères est un poil modifié, creux, formé par deux feuillets chitineux. La paroi inférieure est lisse, la supérieure est épaissie et montre des stries longitudinales et transversales. Les deux feuillets sont séparés et maintenus écartés par des trabécules microscopiques.

Sur l'aile de la *Pyrameis Atalanta*, les écailles sont implantées en double rangée. Les supérieures sont des écailles de recouvrement, les inférieures des écailles de base ou androconiales (**343**).

43. — Les écailles marginales sont longues ou très longues, étroites ou piliformes, terminées par des prolongements plus ou moins effilés; les deux faces de l'écaille sont identiques.

Les couleurs pigmentaires qui existent dans l'épaisseur du tégument sont importantes dans la coloration des écailles, mais de nombreuses formes munies de fines stries longitudinales très rapprochées fonctionnent comme une grille de diffraction et produisent les couleurs physiques. Sur les écailles de certains Morphos les stries sont séparées par des intervalles mesurant .0007 à .00072 mm, donnant les couleurs bleues ou irisées caractéristiques.

Les couleurs peuvent aussi résulter de la combinaison des couleurs pigmentaires et des couleurs physiques. Les écailles reproduisent toutes les couleurs du spectre; la diversité de leur coloration forme sur les ailes des Lépidoptères des dessins variés. Le dessin et la coloration peuvent être modifiés par le dimorphisme sexuel, le polymorphisme géographique, ou des variations individuelles provoquées par des phénomènes externes (**282**).

Les écailles peuvent avoir diverses fonctions sensorielles, respiratoires ou odorifiques.

Source : MNHN, Paris

Morphologie et structure des dessins alaires

44. — Formation des dessins alaires. — L'aile du papillon *Ephestia* offre un dessin symétrique de part et d'autre d'un axe transverse. L'évolution picturale peut être suivie pendant les quatre premiers jours de la vie nymphale. Les images s'étalent extérieurement de chaque côté de l'axe transversal alaire.

Le dessin du Lépidoptère *Abraxas* se développe en partant de la base de l'aile et en suivant une succession d'ondulations qui forment des lignes transverses. Celles-ci déterminent un second cours qui se dirige extérieurement dans un autre sens. Ce second cours détermine la largeur des bandes qui doivent se former.

45. — On ignore quelle est la nature exacte du phénomène déterminant de l'expansion concentrique des zones du dessin alaire dans le système symétrique, ou dans la formation des taches ocellées. Mais ce phénomène détermine l'intensité chromatique dans les pigments des différentes zones et provoque les variations que l'on observe dans la morphologie des écailles.

Chez les *Philosamia*, les détails de coloration, de dessin et d'implantation des écailles paraissent être influencés par le sens et la force du parcours sanguin.

46. — Evolution du dessin alaire. — On sait que chez les Lépidoptères les dessins alaires peuvent se modifier sous l'influence de la chaleur. C'est l'origine du dimorphisme saisonnier de certains papillons. En exposant des chrysalides d'*Ephestia* ou de *Vanessa* de différents âges à une haute température, on a constaté que les éléments qui forment le dessin alaire se rapportent aux périodes d'exposition thermiques successives.

Chez l'Hétéroptère *Pyrrhocoris apterus*, les éléments du dessin alaire réagissent différemment suivant les températures utilisées.

47. — D'après M. Goldschmidt, les dessins colorés des ailes des Lépidoptères proviennent de ce que les différentes aires de l'aile se développent à des cadences variées; à un moment donné certaines aires réagissent à la circulation sanguine et peuvent utiliser les produits métaboliques générateurs des divers pigments.

Deux facteurs sont prédominants : le développement et la formation des écailles, et la production des substances nécessaires à la formation du pigment. Si l'un de ces facteurs est troublé par la température, la circulation sanguine ou l'action des gènes, il en résultera des anomalies morphologiques ou chromatiques. Mais, pendant la période génératrice des écailles, le développement morphologique ou pigmentaire se poursuit simultanément dans les écailles des différentes régions alaires.

48. — Analyse des dessins alaires. — Tous les dessins alaires peuvent être rapportés à un schéma général. Un dessin peut être divisé

Source : MNHN, Paris

en trois régions principales correspondant aux zones transversales des régions alaires : zones basale, médiane et apicale.

Le dessin comporte ordinairement deux moitiés symétriques par rapport à un axe transversal passant par les discocellulaires (nervures transverses formant la cellule discoïdale).

Certaines fractions du dessin (taches, bandes, etc.) occupent un emplacement limité par certaines nervures.

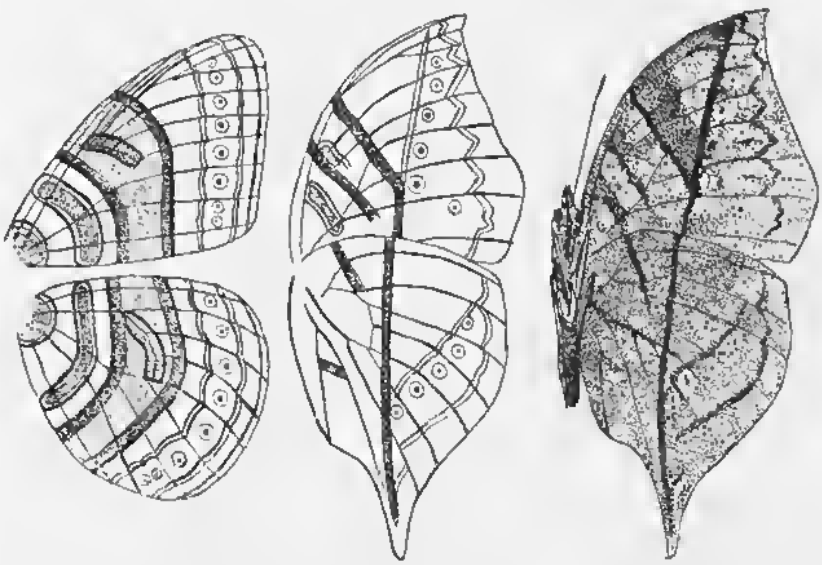

FIG. 8. — Dessin de l'aile d'une *Kallima* (Lépidopt.) comparé au schéma normal d'une aile de Nymphalide (d'après Suffert).

49. — Un papillon examiné en position de repos montre souvent les dessins des ailes postérieures prolongeant ceux des antérieures *(e.g. Kallima)* (fig. 8).

Dans l'évolution de l'insecte les petites variations successives ont une action prépondérante sur la composition des dessins alaires caractéristiques homotypiques et mimétiques. L'ornementation des ailes des *Kallima*, par exemple, peut se réduire à un dessin schématique reconnaissable chez les espèces voisines.

MODIFICATIONS DE LA MEMBRANE

50. — La membrane peut être couverte de productions cireuses plus ou moins développées (Homoptères, Flattides, Fulgorides **[347]**), ou peut présenter des taches pigmentées provoquées par une modification profonde : autre disposition cellulaire fondamentale, infiltrations, épaississements chitineux, nodules (**226**) (Cicadides, Odonates).

Source : MNHN, Paris

Revêtement des élytres

51. — Les élytres des Coléoptères peuvent porter un revêtement similaire à celui des ailes volantes des autres ordres d'insectes. En dehors des productions cuticulaires fixes, épines, etc., ils présentent des microtriches, des macrotriches, des macrochètes plus ou moins longs, phanères ou fouets. Dans ce dernier cas les grandes soies ont des fonctions sensorielles parfois très developpées, peut-être tactiles ou auditives. Les soies sont implantées sur des pores caractéristiques placés sur les côtés ou les stries, ou dans les interstices qui correspondent aux nervures et aux régions des ailes volantes.

Les écailles sont fixées sur les différentes zones des élytres de la même façon que chez les représentants des autres ordres d'insectes. Ces écailles forment des plages et des dessins caractéristiques soumis aux mêmes lois que ceux des Lépidoptères.

52. — Chez les Acrididés adultes la pigmentation est sujette à des variations suggérant la persistance de la circulation et du processus métabolique, même dans les téguments sclérifiés et dans les ailes. Seules certaines modifications chromatiques peuvent être attribuées à des causes génétiques, d'autres sont dûes à l'action du milieu environnant, d'autres encore sont provoquées par le processus métabolique imaginal (Burtt et Uvarov).

Références. — Beer : *Comm. pontif. Acad. Sc.*, Rome, VI, 1942, p. 27 (dessins alaires). — Berlese : Gli Insetti, Milan, I, 1909, p. 479 (écailles). — Burtt et Uvarov : *Proc. ent. Soc.* London, XIX, 1944, p. 7 (pigmentation). — China : *Ann. Mag. N.H.*, VII, 1951, p. 150 (couleur). — Dixey : *Trans. ent. Soc.* Lond., LXXX, 1932, p. 57 (écailles). — Goloschmidt : *Ark. Mikr. Anat.*, XCVIII, 1923, p. 292 (dessins alaires). — Goureau : *Ann. Soc. ent. Fr.*, (2), I, 1843, p. 201 (irisation). — Heikertinger : Das Rätsel der Mimikry u. seine Lösung, Iéna, 1951 (Fischer). — Henke : *Biol. Zbl.*, Leipzig, LIII, 1933, p. 165 (Syst. cent. symétrique des ailes des Lépidopt.). — Kohlen : *Zs. Morph. Oekol. Tiere*, XXIV, 1932, p. 582 (dessins alaires). — Kuhn : *Arch. Entw. Mech. org.* Berlin, CXXX, 1933, p. 660 (syst. centr. symétr.). — Leeson : *Bull. ent. Res.*, XXI, 1930, p. 421 (orn. ailes des Culicides). — Lemche : *Vidensk. Medd. nat. Foren.*, XCIX, 1935, p. 45 et *Ent. Medd.*, XXIV, 1945, p. 305 (ornem. et nervat.). — Marshall : *Ann. ent. Soc. Amer.*, VIII, 1915, p. 201 (formation de la m. du *Platyphylax*). — Mayen : *Bull. Mus. Comp. Zool.*, XXIX, 1896, p. 209 (écailles et pigment). — Muller : Ber. über d. Hundertjahrfeier der D. e. G. Berlin, 1957, p. 78. — Oldroyd et Ribbands : *Proc. ent. Soc.* Lond., B.V., 1936, p. 148 (microtriches). — Pryor : *Proc. ent. Soc.* Lond., A, XXIII, p. 96 (couleur). — Schwanwitsch : *Acta Zool.*, Stockholm, XXIX, 1948, p. 61 (dessins alaires, bibl.). — Semper : *Zs. f. wiss. Zool.*, VIII, 1857 (écailles et ailes). — Tams : *Nat. Hist. Mag.*, II, 1929, p. 58 (dessins des ailes) — Wonfor : *Quart. J. micr. Sc.*, VIII. IX, 1868-69 (écailles des Lépid.).

Source : MNHN, Paris

APPAREIL CIRCULATOIRE

53. — Chez tous les insectes, au moment de l'éclatement de la cuticule nymphale, le sang est le véritable agent de l'extension des ailes. C'est le sang qui produit le défroncement des ailes et qui provoque le gonflement de la vessie frontale chez les Diptères. A tous les stades de leur développement les Acridiens diminuent la capacité de la cavité générale par déglutition d'air dans le tube digestif. Cette absorption leur permet de refouler le sang dans les différentes parties du corps, notamment dans les élytres et les ailes. Maintenu sous une pression constante par la contraction des muscles thoraciques, le sang pénètre entre les deux membranes de l'aile et dans les nervures, injectant les plus fines ramifications jusqu'à ce que la dessication de l'aile soit suffisante pour que les membranes supérieure et inférieure s'accolent l'une à l'autre. Si l'on coupe l'extrémité du moignon alaire à une mouche venant d'éclore l'expansion des ailes n'a pas lieu.

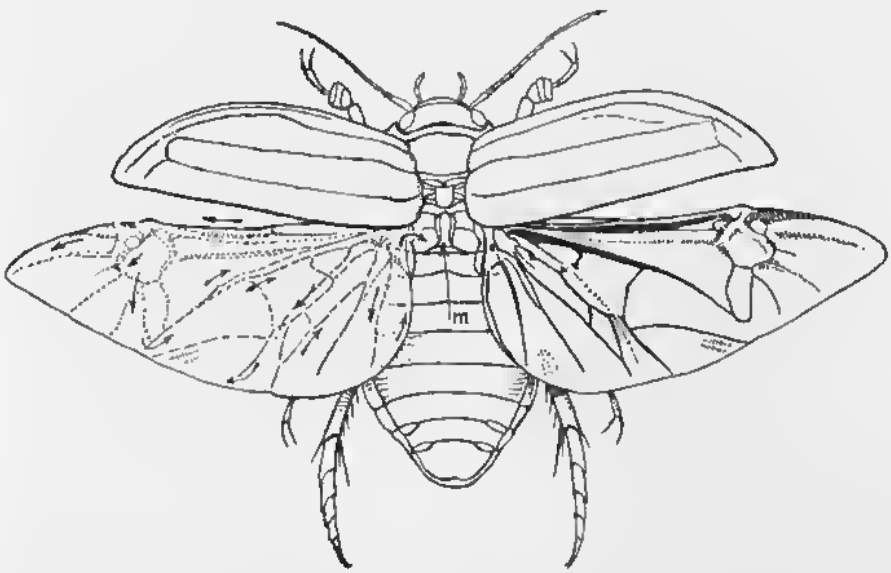

FIG. 9. — *Dytiscus marginalis* L. (Coléopt.) montrant la circulation de l'hémolymphe dans l'aile gauche. — *m*, membrane musculaire de l'organe pulsatile.

54. — Les nervures ont la propriété de pouvoir se raffermir et durcir en devenant progressivement de plus en plus rigides. Cette extension et cette rigidité permettent de tendre les deux membranes et facilitent leur accolement.

Source : MNHN, Paris

L'aile définitivement formée offre une structure cuticulaire, l'épiderme ayant disparu. Cependant le sang continue à circuler activement dans l'aile. Cette circulation a été observée chez les insectes des différents ordres. Elle est prouvée par les Diptères Cératopogons qui, pour sucer le sang, se fixent sur les nervures ou sur la membrane alaire des insectes qu'ils parasitent (**367**).

55. — Dans les ailes le sang circule théoriquement entre les trachées et les parois des nervures. En général, il pénètre par l'épaississement costal et retourne dans la cavité générale du corps en suivant le bord postérieur de l'aile. Chez les Lépidoptères le bord postérieur, renflé près de la base, fonctionne comme vaisseau afférent. Le flux sanguin effectue un parcours régulier le long des canaux alaires, dans les grands passages; le parcours est intermittent dans les petits passages (fig. 9). Le sang circulant favorise la répartition des substances nécessaires à la sclérose et à la pigmentation des différentes régions alaires et des nervures. La circulation sanguine maintient les ailes en état de fonctionnement : les parties privées de circulation se plissent, se dessèchent et se brisent. La sclérose et la pigmentation normales ne se produisent plus (Tauber et Clare).

56. — La circulation alaire est facilitée ou accélérée par l'action d'organes pulsatiles spéciaux placés dans l'aile même ou dans les régions thoraciques subalaires. Ces organes existent chez la plupart des insectes (Odonates), Dytiques et autres Coléoptères (fig. 9, *m*), Guêpes, Sphingides et Tabanides (Brocher), *Apis* (Freudenstein), *Musca* (Thomsen), *Lucilia* (fig. 99).

La circulation dans les ailes antérieures des Lépidoptères, activée par la chaleur et les échanges gazeux, est sous la dépendance de l'organe mésotergal. Le sang des ailes postérieures est aspiré par l'organe métatergal.

57. — Chez les nymphes des Éphémères les ptérothèques sont irriguées par une évagination de la paroi dorsale de l'aorte qui est elle-même fermée et ne reçoit pas de sang. Cette évagination est entourée par un hiatus sanguin qui est en communication avec les nervures alaires; la dilatation de l'organe aspire le sang des ailes et sa contraction le repousse vers la tête.

Chez certains insectes, surtout chez les Coléoptères, la circulation sanguine alaire ne paraît exister qu'au début de la vie imaginale. Une circulation diffuse persiste pendant la période de sclérose. Lorsque celle-ci est achevée, la plupart des canaux semblent inactifs (Clare et Tauber).

Dans les ailes la direction du courant sanguin peut se renverser de temps en temps *(Periplaneta, Ephestia, Coccinella)*, indépendamment du renversement de la circulation dans le vaisseau dorsal. Le mécanisme de ce renversement est inconnu.

SYSTÈME TRACHÉEN

58. — Au début de leur développement les bourgeons alaires internes des larves des insectes holométaboles sont aérés par quelques trachées simples. Dans les stades larvaires ultérieurs ces bourgeons grandissent et se

Source : MNHN, Paris

garnissent de faisceaux de trachéoles qui proviennent des parois des trachées des bourgeons alaires primitifs.

Les trachées alaires définitives se forment pendant le dernier âge larvaire; elles deviennent fonctionnelles chez la nymphe quand les trachées et les trachéoles originelles dégénèrent, sauf chez les Coléoptères et les Hyménoptères où l'apparition des trachées est tardive. En dernier lieu un deuxième groupe de trachéoles se développe sur les parois des trachées définitives. Ces trachéoles deviennent fonctionnelles au moment de la métamorphose imaginale.

59. — Chez les Lépidoptères les trachées étendues dans les ailes, le long des nervures, peuvent émettre, entre ces dernières, des ramifications et des trachéoles, dites « trachées de membrane », reliées aux pores d'implantation des écailles. Grâce à leur revêtement écailleux, les ailes fonctionneraient comme des organes respiratoires particuliers plus actifs pendant le vol. La grande surface alaire permettrait l'élimination, au niveau des écailles, des déchets gazeux. L'hématose serait favorisée par la diffusion de l'oxygène à travers la membrane alaire.

Cette interprétation paraît confirmée par le grand développement des trachées alaires et par l'importance de la circulation sanguine qui peut s'observer dans les ailes (Portier) (**510**).

Références. — Brocher : *Arch. Zool.*, LV, 1916, p. 347 et LVI, 1917, p. 347 (circ. *Dytiscus*). — Clare et Tauber : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXV, 1942, p. 57 (circ. *Blattella*). — Freudenstein : *Zs. wiss. Zool*, CXXXII, p. 404 (circ. Abeille). — Moseley : *Qual. J. Microsc. Sc.*, XI, 1871, p. 389 (circ. *Blatta*). — Portier : 5e Congrès Ent., Paris, 1932, p. 25 (circ. et respir. Lépid.). — Raffy : *Ann. Physiol. Physicochim.*, XII, 1936, p. 1 (respir. et circ. Lépid.). — Tauber et Clare : *Trans. Amer. micr. Soc.*, LXI, 1942, p. 290 (circ. de l'hémolymphe et influence sur la pigmentation). — Thomsen : *Zs. Morph. Oekol. Tiere*, XXXIV, 1938, p. 416 (circ. Muscides). — Yeager et Hendrickson : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXVII, 1934, p. 257 (circ. *Periplaneta*). — Guignon : Physiologie des ailes des Lépid. Paris (thèse).

SYSTÈME NERVEUX

60. — Le système nerveux alaire, toujours vestigial à l'origine, se développe progressivement suivant la marche des métamorphoses. Chez les insectes holométaboles, il atteint son maximum de développement au moment de la transformation nymphale. Chez l'imago il peut se réduire plus ou moins au moment de la sclérose des nervures et de la membrane alaire. Les trajets des troncs nerveux, parfois doublés, sont souvent superposables à ceux des trachées. Les nervures longitudinales peuvent donc se superposer au trajet primitif des éléments nerveux.

Les nerfs alaires reçoivent les sensations qui arrivent à la surface de l'aile au moyen d'organes divers, souvent des sensilles campaniformes

Source : MNHN, Paris

placées sur les nervures ou la membrane. Ces organes paraissent surtout sensibles à la chaleur, à l'humidité, et aux variations de pression de l'air pendant le vol.

61. — Le trone nerveux des Mécoptères Panorpes se divise à la base de l'aile en trois branches prineipales. La première innerve l'épaississement eostal et la nervure sous-eostale. La seeonde est dirigée sur la nervure radiale : elle supporte deux organes ehordotonaux. La troisième se divise pour innerver les nervures médio-eubitales et anales. Les organes qui dépendent de ees nerfs sont des eupules sensorielles réparties isolément le long des nervures ou groupées à la base des nervures sous-eostale et radiale. D'autres organes sensoriels, macrotriches et microtriches, sont disposés sur les nervures et sur la membrane (**329** et sq.).

62. — Les ailes des Lépidoptères Rhopaloeères sont munies de deux groupes de nerfs : un antérieur et un postérieur. Le groupe antérieur dessert les organes sensoriels répartis sur les nervures du eomplexe eosto-radial. Le groupe postérieur innerve les nervures du système eubito-anal de la faee supérieure de l'aile. Un autre faiseeau nerveux innerve les organes sensoriels répartis sur la faee inférieure de l'aile.

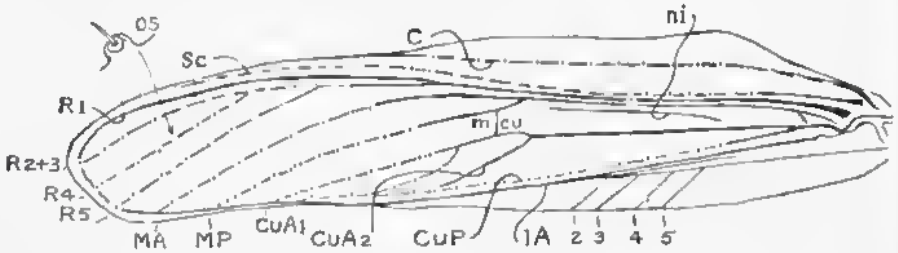

Fig. 10. — *Œdipoda caerulescens* L. (Orthopt.). Répartition des organes sensoriels sur l'élytre. — *ni*, nervure intercalée. Les points dans les lignes interrompues montrent l'emplacement des organes sensoriels *(os)*.

63. — Chez les Orthoptères du genre Oedipode, les branches nerveuses sont réparties de la même façon. Les nerfs de la nervure médiane sont inféodés au groupe costo-radial (fig. 10). Sur l'aile postérieure les organes sensoriels sont localisés sur les nervures longitudinales de la plage antévannale. Ceux des nervures radiale, médiane et eubitale sont délieats et peu nombreux.

64. — Le nerf alaire des Diptères Braehyeères donne deux branches. La première dépend du groupe eosto-radial, la seconde innerve la nervure médiane et parfois le groupe de nervures eubito-anal.

Chez les Thysanoptères le nerf eubito-anal eommande la rangée de eils placés sur la marge de l'aile (**331**).

65. — L'aile antérieure de certains Hyménoptères (Abeille) possède un filet nerveux loealisé dans l'épaississement eostal. Il ne semble pas dépasser le groupe d'organes sensoriels placé sur le pterostigma. Les nervures des Hyménoptères Vespides, tapissées intérieurement d'une couche hypodermique, contiennent, avec des ramifications trachéennes, un nerf important qui fournit un filet nerveux à ehacun des nombreux organes sensoriels

Source : MNHN, Paris

de l'aile (Janet). Les organes sensoriels de la face externe de l'aile sont des poils épais et courts, et du côté interne des cils fins et longs. Le système d'accrochage est aussi formé de poils sensoriels articulés (hamules) (fig. 26, EF).

66. — Chez les Coléoptères le nerf élytral possède deux racines, une dorsale et une ventrale; cette dernière provient du ganglion mésothoracique. Chez les espèces dont les élytres sont immobiles, la racine nerveuse ventrale subsiste seule. Chez les Forficules le nerf des ailes postérieures se divise en deux branches, la branche antérieure se ramifie dans l'écaille qui porte de nombreuses sensilles.

67. — Les balanciers, considérés comme une deuxième paire d'ailes, possèdent un nerf indépendant, qui est en rapport direct avec les ganglions cérébroïdes. Les balanciers sont des mécanismes régulateurs du vol (**326**).

Références. — Janet : Observations sur les Guêpes, F. 23, Paris (Naud), 1903, p. 8. — Melin : *Uppsala Univ. Arsskr.*, 1941, p. 14 (org. sens., bibl.). — Pruffer : *Trav. Soc. Sc. Vilno, Cl. Math. Nat.*, III, 1927, p. 84. — Racieka : *l. c.*, IV, 1929, p. 40.

MUSCLES ALAIRES

68. — Les ailes sont mobilisées principalement par des muscles thoraciques longitudinaux et verticaux qui agissent indirectement sur l'aile en déformant le squelette thoracique. L'action indirecte des muscles est complétée par une action directe commandée par les muscles pleuraux qui agissent sur la base de l'aile en avant et en arrière du fulcrum pleural.

69. — Selon Künckel, Weber et Snodgrass, on trouve également dans la musculature alaire, directe et indirecte, plusieurs muscles du système ambulatoire. Ces muscles permettent de coordonner les mouvements simultanés des ailes et des pattes (fig. 3, m*aa*).

70. — Histologiquement les muscles alaires à action directe diffèrent complètement de ceux dont l'action est indirecte. Chez les Diptères des genres *Volucella* et *Musca* les muscles à action directe sont blancs. Leurs fibres sont fermes et souvent striées radialement. Leur section transverse ressemble plus ou moins aux muscles normaux striés transversalement.

71. — Les muscles à action indirecte, chez la plupart des Diptères cyclorrhaphes et chez l'Abeille, forment une masse jaunâtre ou brunâtre. Ce sont des faisceaux de fibrilles granuleuses, dont la section transverse est polygonale.

72. — D'après Mihalyi (cité par M. Melin), cette différence histologique montre que, seuls, les muscles indirects sont aptes au travail rythmique de haute fréquence. Les muscles directs ne produiraient qu'un travail moins rapide. La constitution histologique de ces deux sortes de muscles montre qu'ils fonctionnent indépendamment les uns des autres.

Source : MNHN, Paris

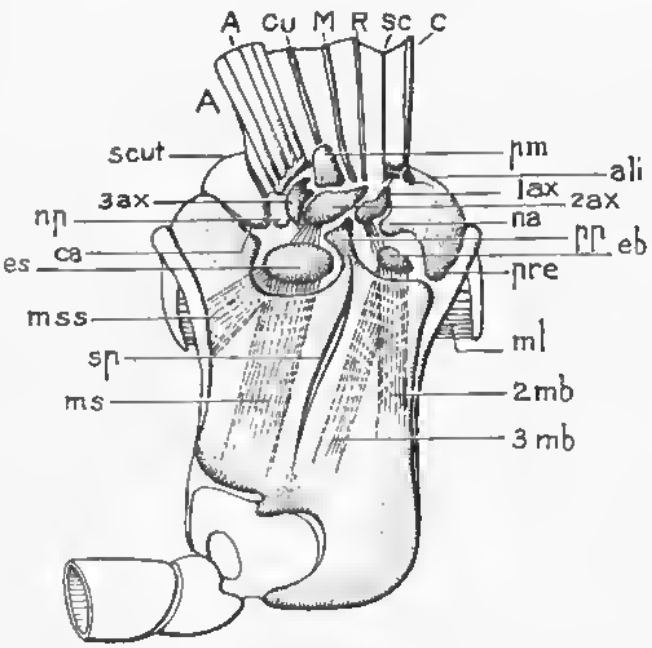

FIG. 11. — Schéma de la région thoracique pleurale d'un insecte montrant les épiptérites basalaire et subalaire et l'emplacement des axillaires. *A*, aile ; *ali*, *alinotum*, synthorax ou ptérothorax ; *ax* (1, 2, 3 ax) sclérites axillaires ; *ca*, cordon axillaire ; *eb*, épipleurite basalaire (pleuralifère) ; *es*, épipleurite subalaire ; *mb*, 2e et 3e muscles basalaires ; *ml*, muscle longitudinal ; *ms*, muscle subalaire unique ; *mss*, muscle subalaire supplémentaire ; *na*, notal antérieur (prolongement tégumentaire) ; *np*, notal postérieur ; *pm*, plaque médiane ; *pp*, prolongement pleural préalaire ; *pre*, région thoracique préalaire ; *scut*, scutellum ; *sp*, suture pleurale (emplacement des muscles d'après les auteurs *e. g.* Snodgrass).

73. — Muscles à action indirecte. — Les muscles à action indirecte comprennent les muscles dorso-longitudinaux médians, dorso-latéraux obliques, dorso-ventraux, dorso-internes, dorso-externes (fig. 3, p. 11).

74. — Les muscles *horizontaux dorso-longitudinaux médians* ont une action prédominante chez les Lépidoptères, les Diptères et les Hyménoptères. Ils sont disposés en deux groupes étendus en diagonale à travers la partie médiane du tergum, jusqu'au bord postérieur du thorax.

La contraction des muscles horizontaux accentue la courbure du tergum. Les bords du tergum attirent en haut les sclérites axillaires tergaux et les ailes sont abaissées.

Les muscles dorsaux sont plus développés dans le segment qui porte la paire d'ailes principales. Ils sont atrophiés ou peuvent disparaître dans le segment suivant, lorsque celui-ci porte des ailes réduites ou infonctionnelles. Les Coléoptères et les Strepsiptères sont les seuls insectes chez lesquels le métathorax a une plus grande importance pour le vol que le mésothorax.

75. — Chez les Blattides, Gryllides et Termites, insectes à vol faible, les muscles sont réduits dans les segments ptérothoraciques. Ils sont égale-

Source : MNHN, Paris

ment réduits chez les Odonates, dont les ailes sont actionnées par des muscles thoraciques latéraux. Chez l'Acridide *Lentula Callani* les muscles indirects ont disparu (Ewer).

76. — Les muscles *verticaux* dorso-ventraux (ou *tergo-sternaux*) sont antagonistes des muscles dorso-longitudinaux. Ils sont fixés d'une part sur la région antéro-latérale du tergum, et d'autre part sur le sternum. Une action semblable est effectuée par une série de muscles étendus sur la partie pleurale inférieure, à travers la cavité thoracique, dans une direction contraire, près des muscles longitudinaux. Leur contraction déprime le tergum, enfonce les sclérites axillaires, ce qui provoque le relèvement des ailes (fig. 3 et 11).

77. — Chez les Lépidoptères il y a six paires de muscles tergo-sternaux mésothoraciques, le métathorax n'en contient que quatre paires.

Chez les Diptères la troisième paire de muscles (élevateurs secondaires des ailes) est placée entre les tergo-sternaux et les muscles dorsaux obliques postérieurs. Ces muscles, fixés sur les hanches médianes, sont également moteurs des pattes correspondantes (**83**).

78. — Les muscles *dorso-latéraux obliques*, ou *accessoires*, agissent simultanément avec les dorso-longitudinaux médians. Ils peuvent être aussi antagonistes. Ces muscles sont des dépresseurs indirects chez les Odonates (**75**).

79. — Les muscles *dorso-internes* relient le bord antérieur d'un segment au bord antérieur du segment suivant. Leur contraction accentue la convexité du scutum.

80. — Les muscles *dorso-externes* relient le sillon scutellaire au bord intérieur du segment suivant. La contraction des dorso-externes déprime le scutum de la même façon que les muscles intrasegmentaires dorso-ventraux.

81. — L'action des muscles directs et indirects peut être complétée par celle des muscles indirects accessoires. Ces muscles sont réduits ou nuls chez les Coléoptères.

Les apophyses pleurales et sternales sont reliées par un muscle pleuro-sternal court et puissant. Sa contraction agit sur l'élasticité de la cage thoracique et provoque les modifications correspondantes des mouvements des ailes.

82. — Le muscle *tergo-pleural* relie la partie postérieure du scutum ou du scutellum au sillon pleural. Ce muscle commande les pièces mobiles du ptérothorax, en altère la position, mais n'agit pas directement sur les ailes.

83. — Les muscles de l'appareil ambulatoire peuvent avoir une action pendant le vol. La hanche et le trochanter sont partiellement mobilisés par des muscles attachés au tergum. Chez les insectes (Diptères ou Coléoptères) à hanches peu mobiles, ces muscles fonctionnent comme des dorso-ventraux accessoires. Leur action déprimante redresse l'aile (fig. 3).

Si la hanche est très mobile, l'attache peut être placée sur les sclérites axillaires ou sur les plaques basalaire ou subalaire. Le rôle de ces muscles est double. Chez les Cicadides les mêmes muscles font lever les pattes postérieures et les rapprochent du corps; ils amènent en même temps les ailes antérieures dans la position de vol.

Source : MNHN, Paris

84. — Muscles à action directe. — Ce sont des muscles pleuraux, bien développés chez les Orthoptères et les Coléoptères, attachés sur les épipleurites basalaire et subalaire. Les plus puissants agissent sur la plaque basalaire épisternale, les plus faibles, antagonistes, commandent la plaque subalaire épimérale. Les muscles à action directe provoquent la rotation de l'aile suivant le grand axe. Ils déterminent l'extension ou la flexion des ailes (fig. 11).

D'autres muscles sont fixés directement sur les sclérites axillaires de la base de l'aile.

85. — *Muscles basalaires.* — La musculature de l'épipleurite basalaire se compose ordinairement de deux ou trois muscles latéraux. Ce sont les muscles pleuraux postérieurs.

Le premier s'insère sur l'épisternum, le second est fixé sur le sternum, sur l'arête précoxale des pleures ou sur le trochantin *(Gryllus)*. Le troisième s'insère sur le bord externe de la hanche antérieure, au niveau de l'articulation coxo-pleurale.

86. — La contraction des muscles basalaires, en abaissant la plaque subalaire épimérale, exerce une traction sur la membrane qui les relie à la face inférieure de l'aile. Celle-ci se relève, la membrane rejoint l'aile en-deçà de son niveau artieulaire sur le condyle de la côte pleurale.

87. — *Muscles subalaires.* — Ils sont placés de chaque côté des segments alifères et fixés (un de chaque côté) sur le méron de la coxa, pour aboutir à l'épipleurite subalaire. Ce sont les muscles pleuraux antérieurs.

Les muscles subalaires étendent et abaissent les ailes grâce à la connexion qui existe entre la plaque subalaire et le deuxième sclérite axillaire. Leur contraction agit en même temps sur la membrane qui relie ces sclérites à la face inférieure de l'aile.

L'aile est placée en position de vol par l'action des museles subalaires. Ils exercent sur les paraptères basalaires une traction qui agit sur le bord costal de l'aile.

88. — *Muscles axillaires.* — Ces muscles proviennent des pleures. Ils sont fixés sur les premier et troisième sclérites axillaires.

Le muscle du premier sclérite axillaire est seulement connu chez les Diptères. Son action provoque le relèvement de ce sclérite.

Le muscle attaché au milieu du troisième sclérite axillaire peut être formé de plusieurs faisceaux fixés sur l'épisternum, le sillon pleural et l'épimère.

89. — Chez les insectes à ailes flexibles (Néoptères), la contraction de ce musele fait tourner le troisième sclérite sur l'axe formé par ses articulations avec le deuxième sclérite axillaire, et le prolongement notal postérieur (ou le quatrième axillaire). Le mouvement mobilise les autres axillaires et provoque le plissement du champ postérieur de l'aile.

90. — Les muscles à action directe ont un autre rôle que celui de moteurs des ailes. Ils peuvent soutenir et régulariser l'action des muscles indirects. D'autres agissent sur les aires costale et anale, dont ils commandent et dirigent la courbure, la torsion et la pliure de l'aile.

Source : MNHN, Paris

Dégénérescence musculaire et perte de la faculté de vol

91. — Les muscles alaires peuvent dégénérer sans entraîner de brachyptérie et de microptérie. Ce phénomène observé chez des Diptères (Empidides : *Chersodromia hirta*), chez des Dermaptères, des Coléoptères (Curculionides, *Sitona*), chez des Hétéroptères (Naucorides et Népides), est connu sous le nom de « processus chersodromien » (Cuénot et Mercier). Chez une Nèpe les muscles du vol, atrophiés, sont remplacés par des organes « trachéo-parenchymateux » dont la fonction est peut-être respiratoire (Poisson).

Chez les Fourmis c'est la chute des ailes qui détermine l'histolyse des muscles du vol. Les muscles indirects disparaissent les premiers, les muscles directs dégénèrent plus lentement (Janet).

Insectes qui ne volent plus

92. — Les conditions de milieu ou les modifications physiologiques qui affectent certains insectes entraînent des perturbations fonctionnelles. Certains n'utilisent plus leurs ailes, d'autres les réduisent.

Les insectes cavernicoles, ceux qui habitent les hautes montagnes, les îles, les rivages marins ou les rives des grands fleuves, présentent des formes brachyptères ou aptères. D'autres possèdent des organes du vol intacts, mais ne les utilisent pas (*Hylobius abietis*, mutation macroptère d'*Apterina pedestris*).

Parmi les insectes lucicoles certains présentent des ailes normales, mais les muscles alaires sont plus ou moins atrophiés (Forficules, certains Hétéroptères cryptocérates, le Diptère *Chersodromia hirta*). Ou les ailes sont atrophiées et les muscles thoraciques sont intacts (*Geomyza sabulosa* (Diptère) ou encore les ailes et les organes moteurs sont également réduits (*Calycopteryx*, *Anatalanta*, *Siphlopteryx* (Diptères insulaires), le Coléoptère *Sitona hispidula*, la *Forficula Lesnei*) (300).

Références. — Chadwick ap. Roeder : Insect Physiology, N. Y., 1953 (The flight Muscles and their control). — Janet : *C. R. Acad. Sc.*, CXLII, 1906, p. 1095; CXLIV, 1907, p. 393 et 1205 (muscles du vol, histolyse). — Kunckel : Les Volucelles, Paris (Masson), 1875. — Malouf : *Bull. Soc. ent. Égypte*, XVI, 1932, p. 161 (Hétéropt.). — Melin : *Uppsala Univ. Arsskr.*, 1941, p. 14 (référ.). — Mihalyi : *Arb. ungar. biol. Försch.-Inst.*, Tihany, VIII, 1936, p. 106 (histol.). — Poisson ap. Grassé : Traité de Zoologie, X, p. 1673 (Hétéropt.). — Pringle : Insect Flight, Cambridge (Univ.), 1957 (squelette et muscles, bibliogr.). — Ruschkamp : *Zoologica*, XXVIII, 1927, p. 20 (Coléopt.). — Snodgrass : *Smiths. Misc. Coll.*, LXXXII 1929, p. 84 (muscles : *Dissosteira*), CIII, 1942, p. 49 (muscles de l'abeille). — Stellwaag : *Zs. wiss. Zool.* XCV, 1910, p. 518 et CVIII, 1914, p. 359 (Hym. et Coléopt.). — Thomas : *Proc. ent. Soc.* Lond., A, XXVII, 1952, p. 12 (squelette et muscles des ailes, Orthopt.). — Tiegs : *Philos. Trans.*, B, CCXXXVIII, 1954, p. 221.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

ARTICULATION BASALE

93. — La majeure partie des insectes actuels proviennent de formes qui ont acquis la faculté du vol au moyen d'une articulation basale. Cet organe complexe leur a permis de faire tourner leurs expansions paranotales vers l'arrière et extérieurement aux côtés du corps, puis de les faire mouvoir de haut en bas.

Les Odonates, au contraire, ont acquis cette faculté au moyen d'une articulation qui a permis à des apophyses paranotales, parallèles entre elles et perpendiculaires au corps, de se mouvoir de haut en bas et de bas en haut.

L'aile des insectes actuels aurait ainsi évolué depuis le planeur jusqu'à l'aile battante, permettant le vol dirigé.

94. — La mobilité de l'aile des insectes est facilitée par le rétrécissement basal qui permet la concentration, sur un petit espace, des organes qui forment l'articulation basale. Cette dernière donne une grande amplitude aux mouvements de l'aile. Chez la Guêpe, l'aile oscille sous un angle de 150°.

95. — Les trois groupes d'organes qui donnent la mobilité sont :

a) les sclérites articulaires qui relient l'aile au thorax;
b) les nervures;
c) les différentes régions de la surface alaire.

Dans les ailes de tous les insectes on observe une aire articulaire qui se distingue de l'aile vraie (ou expansion distale) soutenue par les nervures.

96. — **Origine des sclérites articulaires.** — Les ailes s'articulent dorsalement avec le scutum et ventralement avec l'extrémité de l'épaississement pleural séparant l'épisternum de l'épimère. L'extrémité de cet épaississement pleural forme un condyle permettant l'articulation de l'aile au niveau de la base des nervures sous-costale et radiale

97. — Sur le thorax l'articulation de l'aile est soutenue par plusieurs apophyses; deux appartiennent au scutum : le prolongement notal antérieur et le prolongement notal postérieur; le troisième appartient aux pleures (prolongement pleural ou pleuralifère (fig. 11)). Ces apophyses reçoivent des sclérites qui servent d'attache à certains muscles alaires. Ces sclérites sont soutenus antérieurement et postérieurement par des ligaments provenant du prescutum et du scutellum.

98. — La marge postérieure de la membrane axillaire, à la base de l'aile, est souvent renforcée par une formation en cordon, cordon axillaire. Ce dernier provient de chaque côté de l'angle latéral postérieur du notum (fig. 12 ca).

Les surfaces convexes de certaines régions articulaires de la base des nervures sous-costale et radiale, placées dans l'amplitude maximum, s'ajustent souvent à des surfaces convexes sur le tergum et les pleures. Chez les

Source : MNHN, Paris

Piérides et les Vanesses, dont le battement alaire est vertical, la partie dorsale articulaire des ailes antérieures, dans l'amplitude supérieure maximum, s'adapte à une cavité triangulaire placée dans la partie antérieure du scutum, de façon à ce que la base de la nervure touche la région scutale environnante.

99. — Dans la même position, la partie artieulaire de l'aile postérieure s'articule contre une surface plane dans l'angle antérieur métascutellaire.

Dans l'amplitude inférieure maximum, les faces ventrales des sections articulaires des ailes antérieures s'ajustent dans les cavités pleurales, la base de la nervure sous-costale étant cohérente avec une aire postérieure placée au-dessus de la première paire de pattes.

Les sclérites articulaires

100. — Pour assurer un vol dirigé, le mouvement de rotation de la base de l'aile est nécessaire. Cette rotation est facilitée par les sclérites placés sous les ailes, antérieurement et postérieurement au fulcrum alaire.

Ces sclérites dits « axillaires », retenus par la membrane réunissant l'aile au tergite et au pleurite, perfectionnent l'articulation.

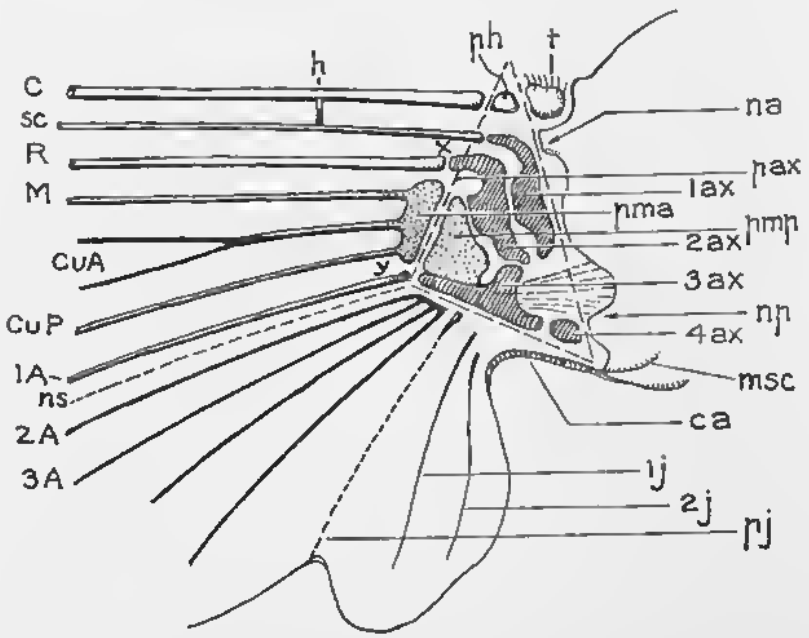

Fig. 12. — Région axillaire tergale montrant la disposition schématique des scléries axillaires. — *1, 2, 3, 4 ax*, scléries axillaires; *ca*, cordon axillaire; *h*, nervure humérale; *1, 2 j*, nervures jugales; *msc*, marge scutellaire; *na*, prolongement notal antérieur; *np*, prolongement notal postérieur; *pax*, pli axillaire; *ph*, plaque humérale; *pj*, pli jugal; *pma*, plaque médiane antérieure; *pmp*, plaque médiane postérieure; *t*, *tegula*; *xy*, bord antérieur du triangle axillaire limité par un trait interrompu.

Source : MNHN, Paris

Chez les insectes à ailes flexibles, les *tegulae* ou paraptères sont normales Plusieurs sclérites axillaires ou pièces articulaires différenciées *(pteralia)* commandent les mouvements du vol. Ces sclérites sont actionnés par des muscles attachés sur la face interne de la région axillaire de la paroi pleurale. L'ensemble forme le mécanisme fléchisseur de l'aile. Ce mécanisme n'existe pas chez les Éphémères et les Odonates, qui présentent des sclérites axillaires réduits ou modifiés et dont la base de l'aile est en contact direct avec le notum. Les paraptères doivent être considérés comme des spécialisations de la partie précostale de l'aile primitive.

101. — Un nombre variable de sclérites articulaires comprenant les tegulae et les sclérites axillaires sont situés près de la base de chaque aile. Les uns et les autres sont en relations étroites avec la région pleurothoracique d'une part, et la base des nervures longitudinales d'autre part.

102. — Les tegulae. — Les *tegulae* ou paraptères (*sigmoidea* de Mac Gillivray **[108, 110]**, sont composées par une paire de petits sclérites scalariformes placés à l'extrême base de l'épaississement costal de chaque aile antérieure. Elles sont quelquefois présentes sur les ailes postérieures. Les tegulae sont visibles chez les Hyménoptères et les Diptères. Elles sont particulièrement développées chez les Lépidoptères et sont une des caractéristiques de l'ordre. Elles sont placées sur une plaque tégulaire dépendant du notum et supportées par un bras tégulaire provenant de la base du prolongement pleural alaire. Chez les Hyménoptères les tegulae comprennent la *plaque humérale* et la *tegula*.

103. — *La plaque humérale.* — C'est un sclérite placé sur la marge antéro-basale de l'aile et articulé avec la base de l'épaississement costal en avant et la tegula en arrière. Il est bien développé chez les Odonates (fig. 13).

C'est à la plaque humérale qu'il faudrait rapporter le sclérite appelé basicosta par certains auteurs qui ont traité des Diptères (**524**).

104. — *La tegula.* — L'aile peut présenter à la base de l'épaississement costal, sur la marge antérieure de la région articulaire, à proximité de la plaque humérale, un sclérite cilié en forme de coussin ou d'écaille, la *tegula*, sclérite passif dans l'articulation alaire. C'est la tubérosité antérieure de Comstock.

Cette tegula, élargie chez les Hyménoptères (scapula, squamule ou épaulette, ptérygode chez les Lépidoptères, épaulette chez les Diptères), mobilisée par un muscle particulier, semble être un organe de protection basalaire lorsqu'elle est bien développée.

Chez certains Orthoptères, le petit sclérite placé à côté de la *tegula* et latéralement près du prescutum, s'appelle *pseudalis*.

105. — Les sclérites axillaires. — Les axillaires, ou *pteralia*, retenus par la membrane *(rotaxis)* qui réunit l'aile au pleuro-tergite, compliquent l'articulation et facilitent les mouvements alaires. Ces axillaires, qui existent chez tous les insectes ailés, commandent les nervures sous-costale, radiale et anale.

Source : MNHN, Paris

Ils sont disposés en groupes formant une plage triangulaire placée à la base de l'aile. Cette plage est composée théoriquement de trois ou quatre sclérites axillaires et d'un certain nombre de plaques médianes plus ou moins développées (fig. 12).

106. — La base du triangle formée par la région axillaire constitue la charnière placée entre l'aile et le corps *(xy)*, la pointe du triangle est donnée par l'extrémité distale du troisième sclérite axillaire. Le point *(x)* sur le côté antérieur du triangle montre l'articulation de la nervure radiale avec le deuxième sclérite axillaire. La ligne *xy* représente le pli de l'aile à la base du champ médio-cubital (fig. 12).

107. — Les sclérites axillaires sont en nombre à peu près constant chez les représentants des divers ordres d'insectes. On en trouve trois chez les Isoptères, Coléoptères, Homoptères, Lépidoptères, quatre chez les Dictyoptères, Orthoptères, Dermaptères et Mécoptères. Un seul exceptionnellement chez les Odonates dont le système alaire est particulier.

Chaque sclérite a une forme propre et une fonction particulière. Les deux antérieurs servent de pivot pour les mouvements de vol (battement vertical). Les deux postérieurs correspondent soit aux légers mouvements obliques de direction du sol, soit à la torsion des ailes pour la mise au repos.

Quelques Hyménoptères et Diptères présentent quatre sclérites axillaires et parfois un *sclérite auxiliaire* inféodé au troisième ou quatrième axillaire. Cet auxiliaire appartient au groupe anal.

108. — *Premier sclérite axillaire* **(1 ax).** — C'est la plaque charnière antérieure de la base de l'aile. Peut n'être visible que sur la face tergale ou la face ventrale. La partie antérieure est articulée avec le prolongement notal alifère du tergum; la partie postérieure est en rapport avec la marge tergale. L'extrémité antérieure de cet axillaire, ordinairement tigelliforme, peut être articulée avec la base de la nervure sous-costale (sc). Ce sclérite s'articule postérieurement avec le deuxième sclérite axillaire. C'est la « plaque sigmoïde ».

109. — *Deuxième sclérite axillaire* **(2 ax).** — Sclérite tergal médian. Polymorphe, sclérifié sur les deux faces et « incrusté » dans la base de l'aile, c'est le pivot de cette base. Il est fixé par une charnière oblique sur la marge antérieure du premier sclérite axillaire. L'extrémité antérieure est articulée avec la base de la nervure radiale qu'elle actionne. Sur la face inférieure ou ventrale, ce sclérite est articulé avec le condyle de la côte pleurale (prolongement pleural).

110. — *Troisième sclérite axillaire* **(3 ax).** — Sclérite tergal anal. — Aussi polymorphe que le précédent. Schématiquement le troisième sclérite axillaire présente une apophyse sur la partie moyenne de la face antérieure. Cette apophyse est articulée avec l'extrémité postérieure du deuxième axillaire, et postérieurement avec le prolongement alifère postérieur du scutum (processus qui peut être mobile), ou avec le quatrième sclérite axillaire lorsqu'il existe. L'extrémité antérieure du troisième sclérite est articulée avec la base du groupe de nervures anales qu'il actionne. Un

Source : MNHN, Paris

muscle fléchisseur est fixé sur la face inférieure de ce sclérite. La contraction musculaire fait tourner le sclérite sur son articulation basale, ce qui provoque la flexion de l'aile. C'est la plaque charnière de la base de l'aile. C'est la « plaque deltoïde ».

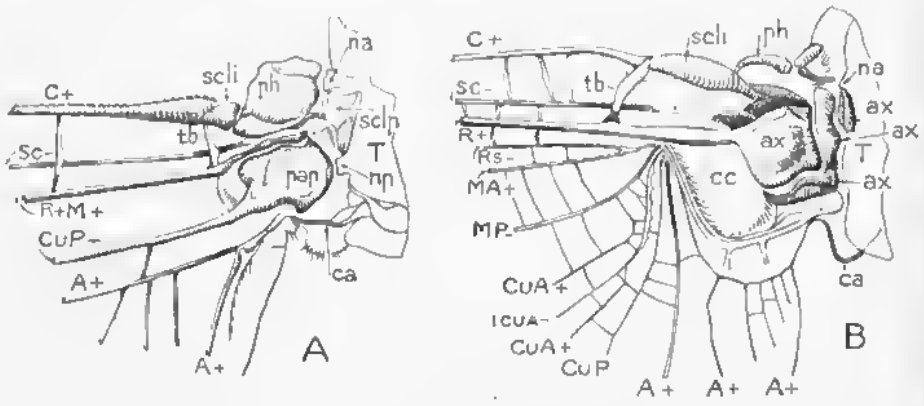

Fig. 13 — Articulation alaire et base de l'aile postérieure des Paléoptères. — *A*, *Cordulia aenea* L. (Odonate). — *B*, *Polymitarcys virgo* Oliv. (Éphémère). — *ax*, sclérites axillaires; *ca*, cordon axillaire; *cc*, cavité cupuliforme; *1 cuA*, cubitale intercalaire; *na*, prolongement notal antérieur; *np*, prolongement notal postérieur; *pap*, plaque axillaire postérieure; *ph*, plaque humérale; *scli*, sclérite intermédiaire; *scln*, sclérite particulier; *T*, marge tergale thoracique; *tb*, transverse basale.

111. — *Quatrième sclérite axillaire* (**4 ax**). — Élément inconstant. Lorsqu'il existe est représenté par une petite plaque située entre le troisième axillaire et le prolongement notal postérieur alifère du tergum. C'est probablement une pièce détachée de ce dernier. Les 3e et 1e axillaires forment la « tubérosité postérieure » de Comstock. C'est la *naviculle* de Mac Gillivray.

Cas particuliers

112. — Les Odonates présentent une articulation plus simple que celle des insectes primitifs à mouvements alaires plus amples. Les ailes ne sont pas pliées en arrière pendant le repos; elles restent toujours étendues à plat, perpendiculairement à l'axe du corps. La région articulaire est formée par deux plaques chitinisées. La plaque humérale antérieure supporte l'épaississement costal au moyen d'un petit « sclérite intermédiaire » homologue de la plaque humérale des Éphémères. La plaque axillaire postérieure (fig. 13) correspond aux sclérites axillaires des autres insectes. Elle commande les nervures médiane, cubitale et anale. Cette plaque axillaire s'articule à une aire membraneuse dépendant de la moitié postérieure du bord latéral tergal. La plaque humérale et la plaque axillaire tournent en haut et en bas sur deux bras supportés par le prolongement pleural alifère (**397**).

Source : MNHN, Paris

113. — Les Ephémères sont pourvus d'une articulation alaire apparemment peu différente de celle des insectes qui replient leurs ailes; mais ne pouvant pas les rabattre horizontalement ils ne possèdent pas de mécanisme fléchisseur. A la base de chaque aile on trouve une petite plaque humérale réduite. La région axillaire montre un groupe de sclérites peu différenciés (fig. 13).

114. — Les autres insectes portent toujours trois ou quatre sclérites axillaires. Les Termites ont trois sclérites. Deux ou trois autres pièces s'intercalent entre les axillaires et la base de l'aile. Le tout forme un ensemble élastique.

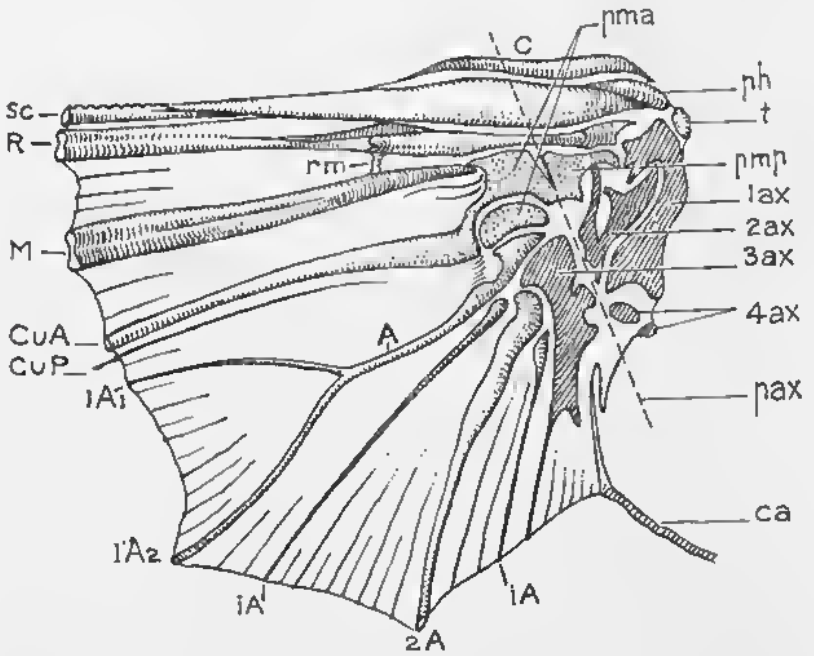

FIG. 14. — *Lucanus cervus* L. (Coléopt.), région axillaire. — *1, 2, 3, 4 ax*, sclérites axillaires; *ca*, cordon axillaire; *1 A 1, 2* nervures anales intercalées; *pax*, pli axillaire; *ph*, sclérite huméral; *pma*, plaques médianes antérieures; *pmp*, plaque médiane postérieure; *rm*, nervule transverse radiomédiane; *t*, *tegula*.

115 — Les Blattes portent quatre sclérites axillaires de type primitif.

Les Orthoptères ont quatre sclérites disposés comme il a été dit plus haut, mais il existe encore des pièces intermédiaires, deux à l'élytre et une à l'aile (**430**). Chez les Dermaptères l'articulation porte sur l'aile et sur l'élytre une tegula et deux séries de sclérites axillaires : une série proximale formée de trois éléments et une subproximale ou externe, plus deux petites pièces basilaires (**447** et fig. 65).

116. — L'articulation alaire des Coléoptères est différente pour l'élytre et pour l'aile. La base de l'élytre s'articule avec le mésonotum au moyen d'un pédoncule chitineux formé par deux apophyses saillantes. La première,

Source : MNHN, Paris

ou tête articulaire, représente le tronc cubito-radial; l'autre, le cotyle, correspond avec le champ cubito-anal. La région axillaire de l'aile comporte trois sclérites; les deux premiers supportent les nervures antérieures C + R.M.Cu, le troisième commande les nervures anales.

Les plaques médianes

117. — Aux sclérites axillaires on peut joindre les « plaques médianes », organes de nature peu définie attachés à la base de l'aire médio-cubitale.

Lorsqu'elle sont différenciées, ce sont deux sclérites plus ou moins chitinisés, un apical et un basal, placés à la partie moyenne de la base de l'aile, au niveau des deuxième et troisième plaques axillaires, et séparés l'un de l'autre par un pli convexe, saillant lorsque l'aile est fléchie.

118. — La partie basale de la plaque médiane est normalement attachée à la partie apicale du troisième axillaire; elle peut être considérée comme une dépendance de ce dernier.

119. — La partie apicale (souvent peu distincte) peut être reconnue dans l'épaississement membraneux placé à la base des nervures médio-cubitales, lorsque la base de ces nervures est articulée ou soudée avec cette plaque apicale (fig. 12).

Originellement les plaques médianes sont normalement des dépendances de la nervure médiane. Cependant, chez la plupart des insectes, elles sont associées avec la base des nervures médiane et cubitale. Elles peuvent aussi exceptionnellement dépendre d'une autre nervure, comme chez les Hyménoptères, où les deux nervures (MCu) semblent confondues et réunies basalement au tronc radial.

Références. — Crampton : *Psyche*, XXXIV, 1927, p. 59; *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, XXIII, 1928, p. 113. — Grandi : *Bull. Ist. ent.* Bologna, XVI, 1947, p. 254 (sclérites axill.). — La Greca : *Arch. Zool. Torino*, XXXII, 1947, p. 271 (Orthopt.). — Mac Gillivray : *External Insect Anat.*, Urbana, 1923. — Mihalyi : *Arb. Ungar. biol. Forsch. Inst.*, Tihany, VIII, 1936, p. 106. — Snodgrass : *Proc. U.S. Nat. Mus.*, XXXVI, 1909, p. 511 (thorax et articul. basale), *Smith. Misc. Coll.*, LXXX, 1927, p. 108 et LXXXII, 1929, p. 111 (mécanisme), et CIII, 1942, p. 51 (abeille). — Tannert : *D. ent. Zs.*, v, 1958, p. 391 (Odonates, artic. basale).

NERVURES ET NERVATION

120. — **Définition.** — Les nervures sont des épaississements sclérifiés qui soutiennent et consolident la membrane alaire. Elles lui apportent les qualités exigées d'un organe de vol.

L'aile d'un insecte présente deux sortes de nervures : les nervures longi-

Source : MNHN, Paris

tudinales et les nervures transversales (nervulcs). La disposition et la répartition des nervures sur l'aile constituent la nervation.

Les nervures et leur disposition sont analogues chez tous les Ptérygotes, malgré les homologies douteuses dûes à une terminologie parfois fantaisiste. La nervation montre l'homogénéité des différents groupes á l'intérieur de la classe des insectes, mais l'origine monophylétique des Ptérygotes n'a jamais été démontrée (Lemche).

121. — Formation des principales nervures longitudinales. — Aussitôt après la métamorphose, dans les premiers instants qui suivent l'éclosion de l'imago, au moment de la soudure des deux plaques alaires, quelques espaces linéaires restent libres. Ces espaces, résidus de la cavité alaire primitive, donneront naissance aux nervures.

Dans les dernières phases du développement de l'insecte, les cellules épidermiques concentrées le long des trajets des futurs nervures, renforcées par des cellules de tissu adipeux entraînées par le sang, formeront une cuticule épaissie, origine des parois des nervures alaires (Semichon). Ces trajets cellulaires se fixent, soit sur la membrane supérieure, soit sur la membrane inférieure **(134)**.

122. — Les nervures longitudinales peuvent se former sur les trajets épidermiques, sur le parcours primitif des trachées et des nerfs. La cavité des trajets épidermiques forment les nervures. Leur cavité renferme généralement une trachée centrale. Une fibre nerveuse accompagne les trachées importantes et une trachée dégénérée (cordon de Semper) s'observe chez certains Lépidoptères sur le même parcours. Chez de nombreux insectes, aussitôt après la mue imaginale, les trajets épidermiques renferment du sang circulant.

123. — Les nervures peuvent être épaisses, minces, élargies ou déliées. En coupe transversale elles peuvent être ovales ou subquadrangulaires, rarement rectangulaires. Elles peuvent être brusquement dilatées ou gonflées sur un endroit de leur parcours (physoneurie), ou élargies et aplaties pour loger un organe sensoriel. Elles peuvent porter des macrotriches, des écailles, des organes sensoriels ou des appareils variés permettant, par exemple, la production du son ou sa perception. Quelques espèces portent des organes odorifères.

124. — Les trachées alaires et la formation des nervures. — Les rameaux trachéens contenus dans les paranota proviennent d'un tronc basal ou de deux trachées réunies à la base du bourgeon alaire. Ils sont généralement disposés en deux groupes : un antérieur (costo-radial) et un postérieur (cubito-anal). Chez la plupart des insectes les deux groupes sont réunis par une anastomose basale dans un tronc commun dont dépendent toutes les trachées alaires. Les deux groupes sont reconnaissables par leur courbure basale antérieure ou postérieure (fig. 15). Cette disposition peut être observée chez les nymphes des Plécoptères, de certaines Blattes et chez quelques Homoptères.

125. — Chez les Insectes Hétérométaboles les trachées réparties dans le bourgeon alaire détermineront les trajets des nervures dans le cours de

Source : MNHN, Paris

l'évolution des insectes. C'est au moment de l'avant-dernière mue que l'emplacement des nervures se précise. Dans l'aile définitivement formée les trajets primitifs des nervures peuvent se modifier et des confusions se produisent entre les nervures longitudinales, ou des secteurs intercalaires qui présentent alors le même aspect.

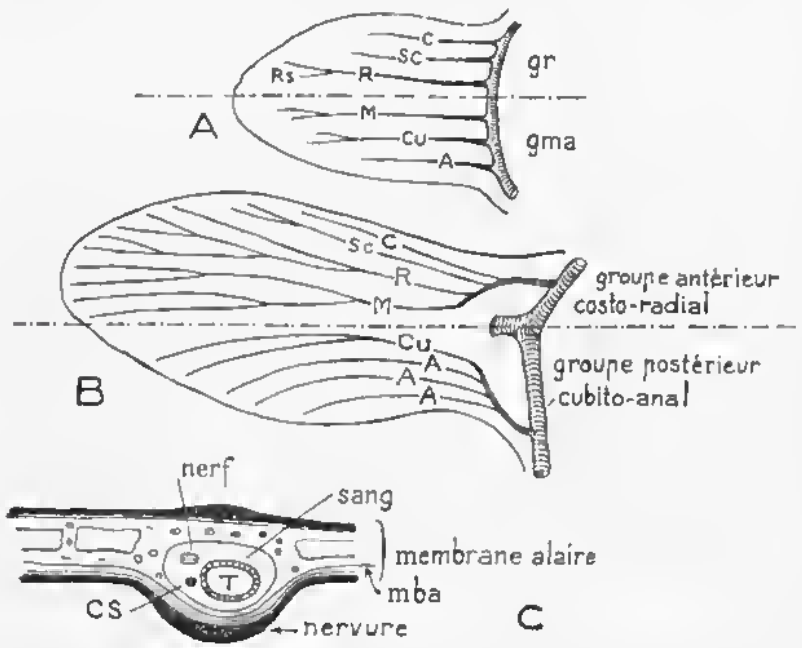

FIG. 15. — A, Schéma du groupement des trachées dans une ptérothèque nymphale, suivant Enderlein, Kühne, Oertel. — B, Groupement des trachées d'après les auteurs. — C, Formation d'une nervure. — *gr*, groupe radial; *gma*, groupe médio-anal. — *T*, trachée; *cS*, cordon de Semper; *mba*, membrane basale.

126. — Dans les ordres archaïques la nervation et la trachéation coïncident souvent. Chez les Odonates la concordance entre les deux systèmes est parfois remarquable. Cependant chez les Anisoptères (*s. s.*) la prétrachéation peut affecter la nervation de l'aile définitive en fixant certaines structures vestigiales (*e. g.* la nervure oblique [Fraser]). La nervation de l'Odonate *Ajax* n'est que partiellement fixée dans l'avant-dernier stade nymphal (Oka et Furukawa) (**166**).

127. — Chez les Holométaboles, les trajets des nervures peuvent se former avant les trachées. Chez les Névroptères, les Lépidoptères et les Coléoptères, les trachées pénètrent les nervures préformées. Ross, puis Crosskey admettent que chez les Hyménoptères la formation des nervures précède celle des trachées. Les trachées des ptérothèques nymphales de nombreux insectes ont permis de constater des homologies avec la nervation imaginale. Le plan de la nervation alaire définitive du Lépidoptère *Philosamia* peut s'observer dans une chrysalide âgée de quelques jours (Hencke).

Source : MNHN, Paris

128. — Contrairement à ce que l'on observe chez les Hétérométaboles, ici les trachées des Holométaboles s'adaptent aux nervures déjà constituées. Chez les Trichoptères, les Diptères et certains Hymenoptères, les relations entre les trachées et les nervures ne sont pas toujours évidentes. Chez les Coléoptères les nervures apparaissent avant les trachées; celles-ci sont réduites ou nulles dans les élytres. Mais les élytres de certains carnivores portent de grandes soies sensorielles correspondant à des nerfs. La disposition de ces soies permet de reconnaître dans l'élytre une disposition des nervures comparable à celle de l'aile membraneuse.

129. — Pendant la vie larvaire de l'insecte les caractères se déterminent régulièrement dans une suite d'opérations. Chaque partie provient du stade encore capable de régulation au stade mosaïque, longtemps avant que la croissance et le mouvement cellulaire ne mettent le plan en action.

130. — **Rôle des trachéoles.** — Pendant les derniers stades du développement larvaire de l'insecte les bourgeons alaires sont pourvus de trachéoles. Chez les Piérides, les trachéoles prolifèrent aux dépens des grandes trachées qui occupent le bourgeon alaire. Ces trachéoles provisoires se ramifient dans les espaces situés entre les nervures en voie d'évolution. Elles s'étendent dans la cavité alaire en même temps que les trachéoles larvaires qu'elles remplaceront. Elles donneront de vraies trachées alaires.

Pendant le premier âge nymphal les trachéoles larvaires dégénèrent et disparaissent.

La nervation

131. — Aucun insecte, parmi les formes actuellement vivantes, ne porte une nervation aussi complète que certaines espèces fossiles du houiller. Ces dernières, déjà très évoluées, présentent des éléments formant un système complexe de nervures que les ptéronologistes interprètent différemment. La connaissance des nervures alaires présente une grande importance pour l'étude des Hexapodes.

Nervures longitudinales

132. — Toutes les nervures, quelle que soit leur origine, peuvent se dichotomiser et se ramifier dans la partie distale de l'aile comme les trachées qu'elles accompagnent. Elles se divisent en branches et en rameaux que l'on peut numéroter d'avant en arrière. La disposition peut être pectinée, dichotomique ou triadique. La triade est une forme spéciale de ramification par trois. La triade est dite positive lorsque le rameau intercalaire est concave, négative lorsque le rameau intermédiaire est convexe (fig. 16). Les nervures peuvent être réunies les unes aux autres par des transverses (nervules).

Théoriquement l'aile peut se plisser comme un éventail partiellement ouvert, chaque pli étant représenté par une nervure. Une aile de l'Orthoptère

Source : MNHN, Paris

Oedipode, non exagérément tendue, regardée obliquement, montre une membrane ondulée suivant la position des nervures. Certains insectes emploient cet artifice pour assurer la rigidité de l'aile et compenser l'absence ou la faiblesse des nervures (fig. 16).

133. — Les nervures longitudinales sont dites hautes ou convexes (+) lorsqu'elles occupent une crête. Elles sont basses ou concaves (—) lorsqu'elles se trouvent au fond d'un sillon, si l'on observe la face supérieure ou dorsale de l'aile. Cette disposition est théorique; les épaississements secondaires qui peuvent alterner régulièrement sur les deux faces de l'aile, peuvent aussi se trouver réunis sur la même face (Flattides). Ils forment des plis en éventail dont il est difficile d'expliquer la genèse.

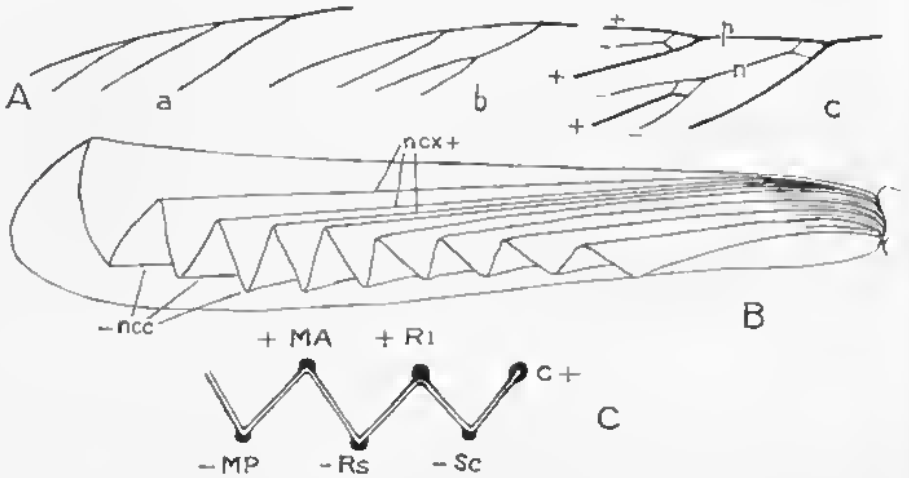

FIG. 16. — A, types de ramification des nervures; *a*, pectiniforme; *b*, dichotomique; *c*, triadique; *n*, triade négative; *p*, triade positive. — B, *Œdipoda caerulescens* L. (Orthopt.), aile pliée, montrant les nervures alaires convexes et concaves. — C, Coupe schématique; *ncc*, nervures concaves; *ncx*, nervures convexes.

134. — Chez les Éphémères et les Diptères cyclorrhaphes par exemple, les nervures hautes ou convexes sont inféodées au feuillet supérieur de l'aile, les nervures basses ou concaves au feuillet inférieur. Cette disposition est visible sur les ailes d'une mouche venant d'éclore dont les deux feuillets alaires, non encore soudés, peuvent être séparés par le tranchant d'une aiguille lancéolée.

135. — La position convexe ou concave des branches distales des nervures alaires a été utilisée pour les identifier. L'étude des ailes des insectes fossiles montre l'importance des nervures alternativement concaves et convexes. (loi d'alternance). Cette étude indique aussi que c'est seulement dans certains ordres que les nervures hautes et basses alternent régulièrement (*e. g.* Éphémères). Le caractère tiré de la concavité ou de la convexité des nervures est inconstant par suite des exigences mécaniques provoquées par l'action de l'aile volante.

Source : MNHN, Paris

136. — L'évolution peut faire disparaître des nervures. D'autres peuvent se confondre en se rapprochant, ou leurs ramifications peuvent se multiplier lorsque l'aile s'élargit. Chez certains insectes, la médiane ou la cubitale peuvent disparaître — ou les ramifications des nervures anales deviennent très nombreuses dans l'aile postérieure de la plupart des Orthoptères.

137. — Lorsque le nombre des nervures augmente, la multiplication est dûe, soit à un accroissement du nombre des rameaux d'une nervure principale, soit à l'apparition de nervures longitudinales secondaires placées entre les nervures préexistantes. En aucun cas il n'y a augmentation dans le nombre des nervures principales.

138. — Il peut être difficile de déterminer les homologies des nervures alaires chez les représentants des différents ordres. L'identification des nervures devient alors une des questions importantes de l'entomologie systématique.

Dans une aile quelconque on observe constamment deux nervures convexes (+) plus ou moins fortement chitinisées, R1 et CuA. Il est relativement facile d'identifier les nervures intermédiaires placées entre ces deux extrêmes.

139. — Le modèle de nervation donné dans la figure 17 représente le plan de disposition des nervures considéré généralement comme un type archaïque (nervation archétype) d'où dériverait la nervation des insectes actuels.

La nervation archétype est théoriquement complète. Les nervures se répartissent en deux groupes, un antérieur et un postérieur, comparables aux deux groupes de trachées alaires (fig. 15 B). Chaque groupe comprend une nervure convexe accompagnée d'une nervure concave. On appelle *secteur* la nervure concave qui succède à une nervure convexe.

140. — Les deux groupes comprennent les nervures suivantes, toutes convexes :

— *Groupe antérieur* (costo-radial) :
1. Épaississement costal (nervure costale);
2. Nervure radiale;
3. Nervure médiane.

— *Groupe postérieur* (cubito-anal) :
1. Nervure cubitale;
2. Nervures anales;
3. Nervures jugales.

141. — Ces six nervures fondamentales, hautes ou convexes, ont toutes des rameaux concaves ou bas, plus ou moins nombreux et importants. Ils sont disposés comme l'indique le tableau de la page suivante.

142. — Chez les insectes actuels, la précostale de la base de l'aile des formes fossiles subsiste rarement et la fourche médiane antérieure est exceptionnellement présente. La costale, la sous-costale et la radiale sont subparallèles au bord antérieur de l'aile. Les autres nervures, plus ou moins courbées, forment un éventail postérieur. La nervure médiane peut être inféodée au tronc costo-radial ou peut dépendre du tronc cubito-anal (fig. 15).

Source : MNHN, Paris

	Précostale	(PC)
1	Costale Sous-costale	(C) convexe (+) (sc) 1.2.3. concave (—)
	GROUPE ANTÉRIEUR	
2 R	Radiale antérieure Radiale postérieure Radiale postérieure Radiale postérieure Radiale postérieure	(R 1) convexe (+) (R 2 (R 3 (R 4 (R 5 concaves (—) Secteur de la radiale (RS)
3 M	Médiane antérieure Médiane postérieure Médiane postérieure Médiane postérieure Médiane postérieure Médiane inférieure	(M A) convexe (+) MA1 MA2 (MP1 (MP2 (MP3 (MP4 concaves (—) Secteur de la médiane (M2) M5 toujours simple, concave
	GROUPE POSTÉRIEUR	
4 Cu	Cubitale antérieure Cubitale postérieure	(CuA) convexe (+) CuA1 CuA2 (CuP) toujours concave (—)
5 A	1re anale Nervure séparatrice 2e anale 3e anale Anales supplémentaire en nombre indéfini Les secteurs intercalaires concaves	(1 A) convexe (+) (2 A (3 A convexes (+)
6	Jugales Les secteurs ou intercalaires concaves	convexes (+)

Source : MNHN, Paris

Les caractères généraux des principales nervures alaires et de leurs connexions peuvent se décrire comme il suit :

143. — Épaississement marginal ou nervure costale (C). — Ordinairement considéré comme la première nervure de l'aile (appelé à tort nervure costale par les auteurs). C'est la *subcosta* de Comstock et la *nervure ambiante* des auteurs anglo-saxons.

144. — Souvent marginale chez les insectes actuels, parfois sous-marginale, toujours simple, jamais ramifiée, la costale est articulée à sa base avec le sclérite huméral; elle est toujours haute ou convexe; parfois absente dans les ailes postérieures.

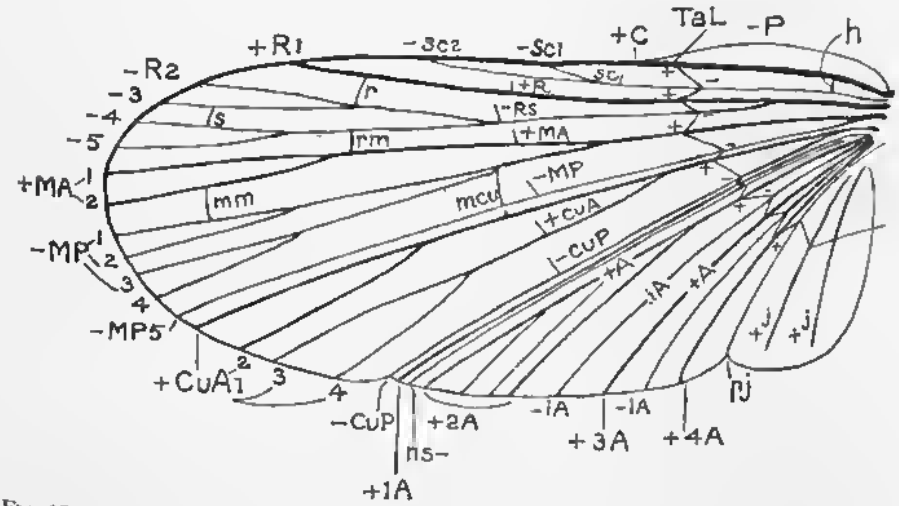

FIG. 17. — Emplacement des nervures (schématique). — *h*, nervure humérale; *1A*, nervures anales intercalaires; *j*, nervures jugales; *mcu*, nervule transverse médio-cubitale; *mm*, transverse médiane; *ns*, nervure séparatrice; *P*, précostale; *pj*, pli jugal; *r*, nervule transverse radiale; *rm*, transverse radio-médiane; *s*, transverse du secteur radial; *TaL*, ligne brisée montrant les nervures alternativement convexes (+) et concaves (—) (théorie alternative de Lameere).

145. — L'épaississement costal ne reçoit pas de trachée — ou parfois un petit rameau indépendant provenant de la trachée sous-costale. La costale peut être épaisse ou dilatée à la base, près du sclérite articulaire ou à l'apex où elle présente le pterostigma.

146. — Certains auteurs appellent, chez les Hyménoptères, la costale *nervure postale*; chez les Orthoptères, *nervure marginale*; chez les Lépidoptères, *protocosta* : c'est la nervure 12 de la série numérique dans les ailes antérieures, la nervure 8 sur les ailes postérieures.

147. — Dans quelques cas une nervure costale secondaire *(costa secans)* peut traverser les rameaux pectinés de la sous-costale (Zeuner).

148. — Sous-costale (sc). — Deuxième nervure de l'aile généralement simple. Elle peut être exceptionnellement fourchue apicalement (sc 1. 2.

Source : MNHN, Paris

3, etc.) ou porter quelques rameaux (**428**). La base est reliée à l'extrémité apicale du col de la première plaque axillaire (1 *ax*). La nervure sous-costale est normalement concave. Elle peut être considérée comme le secteur de la costale.

La nervure sous-costale *(subcosta)* des Diptères est la nervure auxiliaire de Comstock ou la médiastinale de Curran. Chez les Chalcidiens, c'est la nervure submarginale. La deuxième abcisse ou partie de sc 2 + R1, dans le système de Comstock-Needham, est nommée nervure post-marginale. Chez les Perlides la sous-costale, appelée nervure costale accessoire, se ramifie vers l'apex de l'aile (fig. 57).

149. — **Radiale (R).** — La troisième nervure représente l'élément le plus robuste de l'aile. Sa base est articulée avec l'extrémité antérieure du deuxième sclérite axillaire. Cette nervure radiale peut se diviser dans sa partie basale, à peu près au milieu de sa longueur. La première branche ordinairement simple, toujours convexe, et prolongée jusqu'à l'extrémité de l'aile, représente la première nervure radiale (R1). La seconde branche (secteur radial [Rs]) se subdivise en quatre rameaux (R2, R3, R4, R5), ordinairement concaves. La partie basale du secteur radial est parfois appelée nervure oblique.

La première radiale de l'aile des Blattes porte des branches dirigées vers le bord antérieur (fig. 54). Certains Homoptères portent une radiale antérieure ramifiée (fig. 73).

150. — **Médiane (M).** — Quatrième nervure de l'aile. La base de la nervure médiane peut être réunie avec celle de la radiale, dans ce cas, elle est inféodée au deuxième sclérite axillaire, ou la médiane peut dépendre du groupe cubito-anal. Cette dualité l'a fait désigner sous le nom de nervure indifférente (fig. 15). Le système formé par la nervure médiane est variable. Il ne peut être comparé, en aucun cas, aux systèmes radial ou cubital, beaucoup plus fixes. Le problème posé par la nervure médiane et ses rameaux n'est pas résolu.

Sur une aile typique la nervure médiane se divise en deux branches principales. La première branche représente la nervure médiane antérieure, la seconde forme le secteur médian ou médiane postérieure.

151. — *Médiane antérieure* **(MA).** — Toujours convexe, cette nervure peut être indépendante sur toute sa longueur, depuis la base jusqu'à l'extrémité de l'aile. Dans ce cas elle est articulée à la plaque médiane antérieure, près de l'axillaire antérieur (fig. 14). La médiane antérieure s'observe constamment chez les Paléoptères : Éphéméroptères et Odonates. Parmi les Néoptères les représentants de certains ordres (*e. g.* Orthoptères), peuvent encore en présenter un vestige. Habituellement confondue avec le rameau postérieur de la radiale (R5), son existence est déterminée par sa nature convexe et la position des groupes de nervures antérieures (costo-radial) et postérieures (cubito-anal). Chez les Diptères c'est la nervure intercalaire antérieure ou discoïdale de Comstock.

La médiane antérieure peut présenter un ou plusieurs rameaux.

Source : MNHN, Paris

152. — *Médiane postérieure* (**MP**). — Toujours basse ou concave, la médiane postérieure peut porter cinq rameaux (MP 1.2.3 n), inconstants en nombre et en position; ces rameaux peuvent être coalescents ou peuvent présenter des ramifications secondaires. Cette disposition s'observe sur les ailes des Éphéméroptères ou des Odonatoptères (fig. 50). Les ailes de ces derniers peuvent offrir une médiane supplémentaire concave. Chez les Blattes la médiane est simple sur les ailes postérieures, ou ne présente qu'un rameau apical (fig. 54 M).

Chez les Myrméléonides la nervure oblique est une branche de la médiane (fig. 13).

Chez les Chrysopides la nervure médiane, très complexe, est appelée *pseudo-médiane* par Tillyard (fig. 23).

Le complexe médian MA-MP 1-2... présente souvent une nervure postérieure ordinairement simple (M5), parfois visible sous forme de pli bas (médiane inférieure [MI]).

153. — Sur les élytres des Orthoptères Aeridides le champ discal, placé entre M et Cu, peut présenter une nervure adventive dite « nervure intercalée » (fig. 63).

Chez les Hétéroptères et les Homoptères actuels, la médiane antérieure est souvent oblitérée et le système cubital est variable. Les nervures bifurquées représentent le secteur de la médiane et de la cubitale.

L'évolution de la nervation chez les Hétéroptères paraît s'être effectuée d'une façon indépendante, même dans les familles et parfois dans les genres (fig. 69).

154. — **Cubitale (Cu).** — La cinquième nervure de l'aile est articulée à la base avec la plaque médiane antérieure, comme les nervures qui forment le groupe de la médiane.

La nervure cubitale (ulnaire) se divise en deux branches. La première, toujours haute, convexe, représente la cubitale antérieure (CuA). La seconde représente la cubitale postérieure (CuP).

Chez les Odonates la nervure cubitale est appelée nervure submédiane. La partie supérieure du complexe cubital chez les Chrysopides forme la *pseudo-cubitale* de Tillyard.

Dans les ailes des Lépidoptères la fourche formée par les trois branches M3, Cu1A et CuA2, est dite *trigramma* (**513** et fig. 18).

155. — *Cubitale antérieure* (**CuA**). — La première branche peut se diviser théoriquement en quatre rameaux (CuA1, 2, 3, 4) qui peuvent être alternativement convexes et concaves.

La cubitale présente de multiples rameaux chez les Blattes (fig. 54). C'est une nervure compliquée dans les ailes antérieures des Orthoptères, spécialement chez les mâles. La cubitale antérieure est simple chez les Mécoptères (fig. 86).

156. — *Cubitale postérieure* (**CuP**). — Le groupe cubital peut présenter une nervure postérieure parfois visible seulement sous forme de pli, reliée à la plaque médiane antérieure comme les nervures cubitales. La nervure cubitale postérieure, ordinairement simple, est normalement concave.

Source : MNHN, Paris

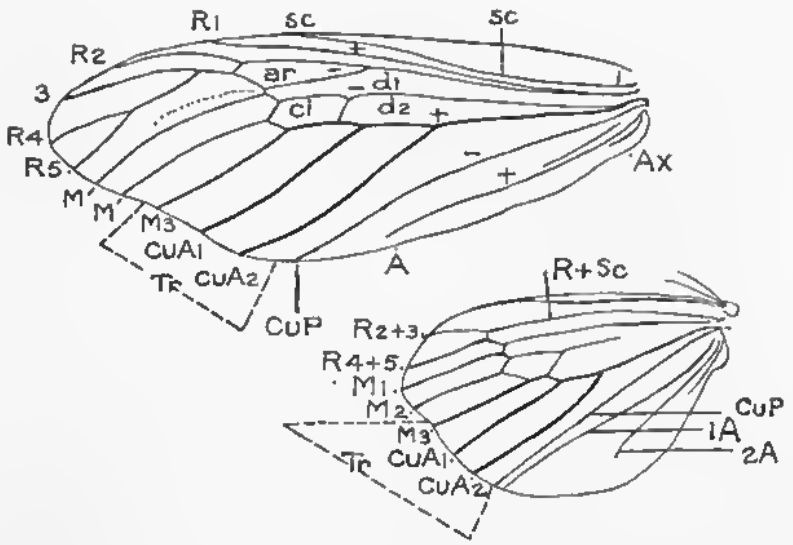

Fig. 18. — *Zeuzera pyrina* L. (Lépidopt.). Ailes antérieure et postérieure montrant la nervure dite *trigramma* (Tr.). *ar*, aréole; *cl*, cellule intruse; *d1-2*, cellules discoïdales.

157. — Chez les Névroptères, Mécoptères et Trichoptères, la cubitale postérieure peut se rapprocher des nervures anales, mais sa base est indépendante et séparée de ces dernières.

La cubitale postérieure joue un rôle capital dans la formation de l'organe stridulant des Orthoptères Tettigoniides et Gryllides. Chez les Tettigoniides *Prophalangopsis* la cubitale postérieure est un rameau important perpendiculaire à la cubitale antérieure convexe (CuA). Un des caractères de cette cubitale est la forte courbure vers le bas qui place la crête stridulante (vue de dessous) dans une position perpendiculaire au bord postérieur de l'aile (**358**).

158. — Dans les ptérothèques nymphales la trachée de la nervure cubitale postérieure prend naissance entre la trachée cubitale antérieure (CuA) et le groupe de trachées anales. Dans les ailes de la plupart des imagos, la partie basale de la cubitale postérieure est ordinairement réunie avec celle de la cubitale antérieure. Elle est rarement articulée ou soudée avec le troisième sclérite fléchisseur (3 Ax) de la base de l'aile, qui appartient aux nervures anales.

Mais la première nervure anale peut être réunie à sa base avec la cubitale. La postcubitale de Snodgrass correspond à la première anale de Comstock et Needham dans la plupart des cas.

159. — Vena dividens. — Sur l'aile postérieure de certains insectes, surtout chez les Orthoptères et les Dictyoptères, le pli vannal séparant le remigium du vannus est formé par trois nervures, la cubitale postérieure, la première anale et la nervure séparatrice. Ces nervures représentent les trois nervures plicales de Forbes. C'est la première anale de Comstock. Ces trois nervures très rapprochées, ou formant le pli vannal, peuvent être confondues sous le nom de *vena dividens*.

Source : MNHN, Paris

Théoriquement la première nervure anale est toujours simple et indépendante jusqu'à son articulation avec le 3e axillaire. C'est elle qui forme la crête du pli vannal. La deuxième nervure anale, qui peut porter plusieurs rameaux, est l'axillaire ramifiée (fig. 19).

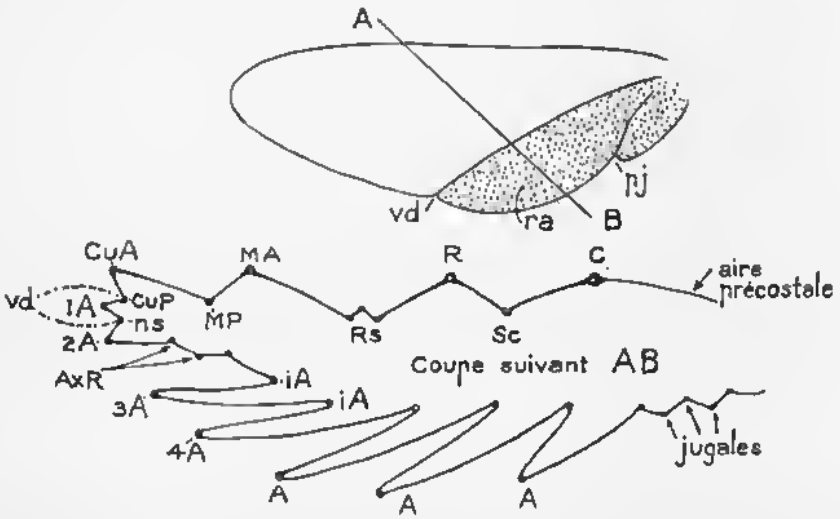

Fig. 19. — Coupe schématique de l'aile d'un Polynéoptère dont la région anale (en grisé) est repliée en-dessous suivant la « vena dividens ». Voyez aussi la figure 17. — *Axr*, nervure axillaire ramifiée (2e nervure anale); *iA*, nervure anale intercalaire; *ns*, nervure séparatrice; *pj*, pli jugal; *ra*, région ou champ anal; *vd*, *vena dividens* (cette *vena* est une formation composée de trois nervures Cu1, 1A, et *ns*).

160. — Nervures anales (1A à nA). — Les trachées anales proviennent habituellement d'une branche trachéenne commune que l'on peut observer chez les nymphes. Les rameaux qui en dépendent sont considérés comme formant une seule nervure anale. Cependant les ptérothèques de certaines nymphes montrent une première nervure anale indépendante représentée par une trachée distincte. L'indépendance de la première nervure anale est importante pour l'étude du mécanisme alaire.

Les nervures anales forment un groupe fonctionnel défini, articulé avec le troisième sclérite (3 ax) de la base de l'aile (nervures anales ou vannales) (fig. 12).

161. — Le nombre des nervures anales varie entre 1 et 12 d'après l'étendue de l'aire postérieure de l'aile. Dans les ailes qui réduisent le lobe anal, une ou plusieurs anales peuvent manquer. Au contraire, si les ailes ont un lobe anal très développé, une ou plusieurs anales peuvent se ramifier, chacune des nervures anales convexes est suivie d'un rameau concave.

162. — Sur l'aile antérieure des Lépidoptères, la première anale correspond à la nervure submédiane. Les nervures longitudinales qui s'étalent en éventail dans le champ anal des ailes postérieures sont appelées nervures radiées.

Source : MNHN, Paris

163. — Les 2e et 3e nervures anales de Comstock, suivant Enderlein, forment l'*axillaris*. La deuxième nervure anale ramifiée est l'axillaire ramifiée (**159**).

164. — Chez les Dermaptères le champ anal comporte une nervure anale qui entoure l'écaille et une série de nervures axillaires sinueuses qui se réunissent dans la partie apicale de l'écaille, vers le milieu de l'aile. Entre ces nervures on observe des nervures adventives incomplètes. Toutes présentent vers le milieu un élargissement articulé qui permet à la nervure de se plier. Une transverse parallèle au bord externe réunit toutes ces nervures (fig. 65).

165. — La disposition du champ anal est particulière dans les élytres des Blattes. Il est limité par un profond sillon concave qui loge la première nervure anale. Dans le champ anal on trouve une dizaine de nervures anales équidistantes disposées en éventail (fig. 51).

166. — La répartition des trachées dans les ptérothèques nymphales des deux derniers stades des Odonates a permis à Tillyard d'affirmer que les anales des auteurs seraient des rameaux de la cubitale. Seules les nervures postérieures à celles-ci seraient des anales. Mais M. Fraser (1938) croit à l'indépendance de la nervure anale chez les Zygoptères. Cette nervure suit le bord postérieur de l'aile (fig. 51) et chez les nymphes la trachée anale se forme au niveau de la nervure anale, loin de la cubitale.

167. — Nervures jugales. A la base de l'aile, dans la région anale, on trouve habituellement un lobe plus ou moins étendu, le jugum, qui peut être uniformément membraneux ou qui présente un réseau irrégulier de nervures soutenues par une ou deux nervures jugales plus développées; la première est la nervure arquée *(vena arcuata)*, et la seconde la *vena cardinalis*. Cette dernière apparaît généralement comme une branche basale de la nervure arquée.

Chez les Blattes le champ jugal des élytres est dépourvu de nervures.

168. — Nervures intercalaires. — Les ailes de certains insectes peuvent présenter des nervures longitudinales placées entre les nervures primaires. Ce sont des épaississements de la membrane, dépourvus de trachées, de nerfs et de macrotriches. Ces épaississements forment des nervures intercalaires ou accessoires (fig. 20 et 49).

Ces nervures intercalaires peuvent être convexes ou concaves. Leur présence détermine, dans l'espace limité par deux nervures principales primaires, une crête ou un sillon. Elles maintiennent l'alternance des convexités et des concavités et leur présence consolide les régions de l'aile qui en sont munies. Les ailes des Éphémères (fig. 49) et des Osmyles portent des nervures intercalaires (**180** et fig. 82).

Les nervures intercalaires peuvent être considérées comme des nervures principales lorsqu'elles occupent une position comparable à celle des rameaux primitifs et qu'elles font preuve de stabilité.

169. — Chez les Odonates les nervures intercalaires sont alternativement convexes et concaves lorsqu'il en existe plus d'une dans l'espace limité par deux longitudinales principales. Leurs bases s'attachent directement aux nervures principales (fig. 52). La ressemblance de ces nervures inter-

Source : MNHN, Paris

calaires avec les nervures principales est plus marquée dans les ptérothèques nymphales que dans les ailes des imagos. Le système trachéen alaire envoie des trachées à la fois dans les nervures primaires et dans les nervures intercalaires, leur conférant ainsi l'apparence de nervures principales.

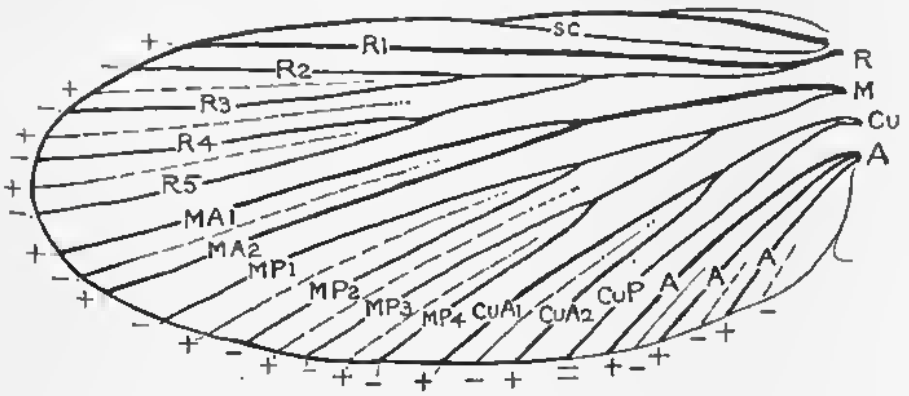

Fig. 20. — Emplacement des nervures intercalaires (schématique).

170. — Les nervures accessoires marginales sont formées par des petits rameaux provenant des bifurcations des nervures. Sur les ailes des insectes fossiles les rameaux des nervures longitudinales principales présentent, près de la marge de l'aile, un nombre variable de nervures accessoires. Ces nervures ne sont pas constantes.

On peut considérer comme des nervures accessoires les vénules qui réunissent les longitudinales près de la marge postérieure des ailes des Cicadides. Ces nervures, dont la réunion borde partiellement l'aile, forment la nervure bordante (fig. 71).

Chez les Diptères et les Thysanoptères l'épaississement costal peut faire le tour de l'aile. Quelques auteurs appellent cette formation « nervure ambiante » (fig. 95). C'est la nervure en anneau des Thysanoptères (479).

Nervures transverses

171. — **Définition.** — Les nervures transverses sont des épaississements de la membrane de l'aile. Ordinairement courtes, elles sont disposées perpendiculairement entre les nervures longitudinales et leurs rameaux. Nombreuses dans les ailes des insectes primitifs elles sont plus rares sur celles des formes actuelles. Ordinairement elles ne sont pas munies d'une trachée ou d'un nerf. Elles sont généralement dépourvues de macrotriches. Chez les insectes actuels leur emplacement est défini, mais l'évolution en réduit le nombre.

172. — Les ailes des Paléodictyoptères portent une réticulation irrégulière entre les principales nervures longitudinales, mais il n'y a pas de nervures transverses proprement dites. Tillyard a donné le nom d'archié-

Source : MNHN, Paris

dictyon à ce réseau primitif qui occupait les intervalles dans les ailes de la plupart des fossiles (fig. 21). Il est encore présent chez quelques Mégaloptères, dans la tegmina de nombreux Locustides et dans les parties moins étendues près de la base de l'aile chez d'autres Orthoptéres (fig. 58, 62 et 63). Les expansions du réseau de la cuticule peuvent se trouver ailleurs que sur les ailes : *e. g.* sur les expansions thoraciques aplaties des Tingitides (7).

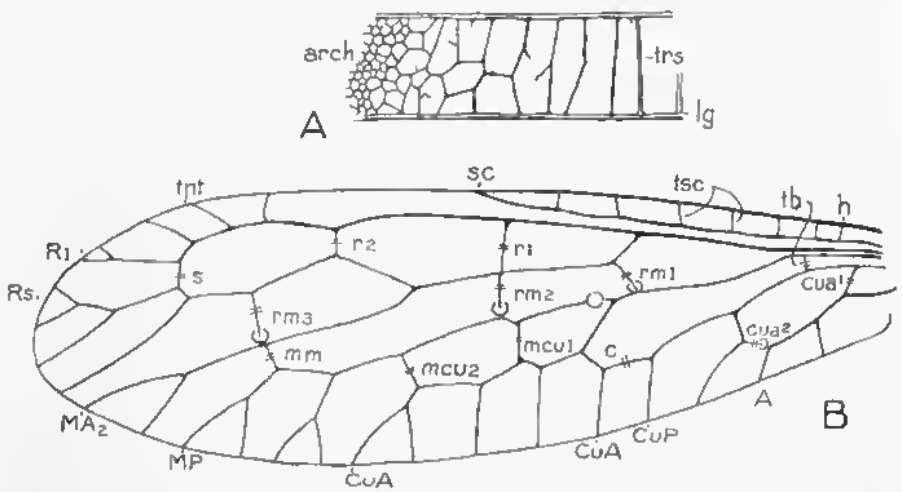

FIG. 21. — A, Formation des nervures transverses à partir de l'archédictyon. — B, Aile postérieure d'une *Raphidia* (Névroptère) montrant les nervures transverses (=). Le signe ○ indique l'emplacement des thyridies. — *arch*, archédictyon ; *h*, transverse humérale ; *lg*, nervure longitudinale ; *s*, nervure transverse du secteur radial ; *tb*, transverse basale ; *trs*, transverse ; *tpl*, transverse du ptérostigma ; *tsc*, transverses de la sous-costale.

173. — Différentes sortes de transverses. — Les nervures transverses les plus importantes et les plus constantes sont :

La transverse humérale *(h)*, entre la costale et la sous-costale.

La transverse radiale *(r)*, entre R1 et la première fourche de Rs.

La transverse du secteur *(s)*, entre les deux fourches de Rs, ou de R2 + 3 jusqu'à R4 + 5, ou de R3 à R4.

La transverse radio-médiane *(rm)*, entre le radius et la médiane (*e. g.* R 4 + 5 et M).

La transverse médiane *(mm)*, entre M 2a et M 2b.

La médio-cubitale *(mcu)*, entre la médiane et la cubitale.

Les transverses cubito-anale et anales.

Les différentes transverses se numérotent depuis la base jusqu'à l'extrémité de l'aile (fig. 21).

174. — Chez les Odonates la nervure transverse épaissie, placée prés du bord antérieur de l'aile et qui relie le bord costal, la sous-costale et la radiale, est connue sous le nom de *nodus* (fig. 53). Une formation similaire qui porte le même nom existe chez les Homoptéres Cicadides (fig. 71). L'extrémité inférieure du nodus est le *subnodus*. Les nervures transverses

Source : MNHN, Paris

rapprochées de la marge costale, situées entre la base de l'aile et le nodus, dans l'espace limité par la costale, la sous-costale et la radiale, sont dites transverses anténodales. Certaines de ces transverses dilatées forment une cloison verticale qui remplit la dépression formée entre les nervures costale et radiale. Deux transverses anténodales sont ainsi hypertrophiées chez les *Aeshnidae* (fig. 22). Les nervures transverses postnodales sont situées entre le nodus et l'apex de l'aile, dans l'espace formé par la costale, la radiale et la médiane. Ces postnodales sont aussi appelées postcubitales (**392** et fig. 52).

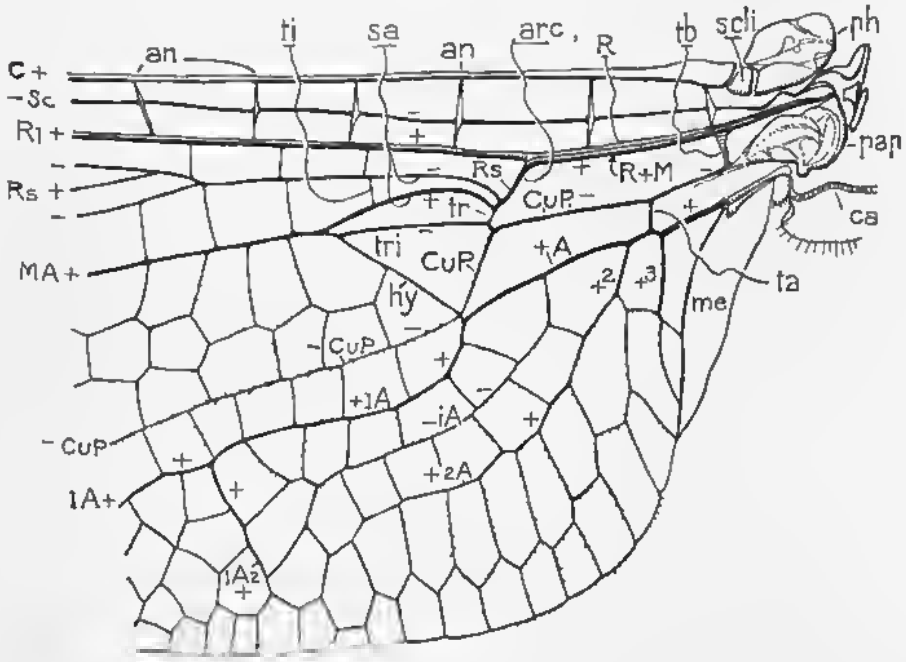

Fig. 22. — *Cordulia aena* L. (Odonate). — Base de l'aile. Toutes les nervures sont épineuses. — *an*, transverses anténodales; *arc*, *arculus*; *ca*, cordon axillaire; *hy*, hypoténuse; *me*, membranule; *pap*, plaque axillaire postérieure; *ph*, plaque humérale; *sa*, secteurs de l'*arculus*; *scli*, sclérite intermédiaire; *ta*, transverse anale; *tb*, transverse basale; *ti*, transverse intermédiaire; *tr*, transverse de l'*arculus* (médio-cubitale); *tri*, triangle. Voyez aussi fig. 13, 51, 52.

175. — L'*arculus* des ailes des Odonatoptères est formé par la partie basale et libre de la tige principale de la médiane recourbée en arrière. Réuni à la nervure transverse épaissie et placé en dessous, il forme une apophyse caractéristique de la cubitale (fig. 22).

Sur l'aile antérieure des Trichoptères, l'arculus est un point hyalin qui relie la cubitale ou la cubitale postérieure à la marge. Chez les Homoptères c'est une veinule transverse étendue jusqu'à la marge postérieure de l'aile au même endroit que chez les Trichoptères. Chez les Diptères l'arculus est une nervure oblique placée près de la base de la radiale qui est reliée avec la médiane (**528** et fig. 101).

Source : MNHN, Paris

176. — Chez les Hyménoptères, les nervures nommées improprement transverses sont aussi larges que les autres et munies de trachées. D'autres groupes d'insectes actuels portent aussi des nervures à branches tordues et modifiées pour former des transverses (*e. g.* Planipennes, Chrysopides, fig. 23).

177. — La nervation dite « staphylinoïde », chez les Coléoptères, est surtout caractérisée par la réduction des tranverses et par la présence d'une frange ciliée au bord vannal (fig. 103). Une nervation simple, sans transverses caractérisées, s'observe également chez les Clavicornes, les Lyméxylonides et les Lamellicornes (Lucanides, Passalides, Scarabéides).

Disparition des nervures

178. — Les ailes des Hyménoptères Chalcidiens sont bien développées par rapport à la grandeur de l'insecte, mais presque sans nervation. On ne voit que la nervure sous-costale et un court tronçon de la radiale. Les Chalcidides de grande taille ont la même nervation que les plus petits (Insectes oligoneures).

Les plus petits Hyménoptères (Mymarides, Trichogrammides) n'ont plus que le stigma et le bord des quatre ailes est longuement cilié; les crochets qui permettent le couplage antéro-postérieur ont disparu.

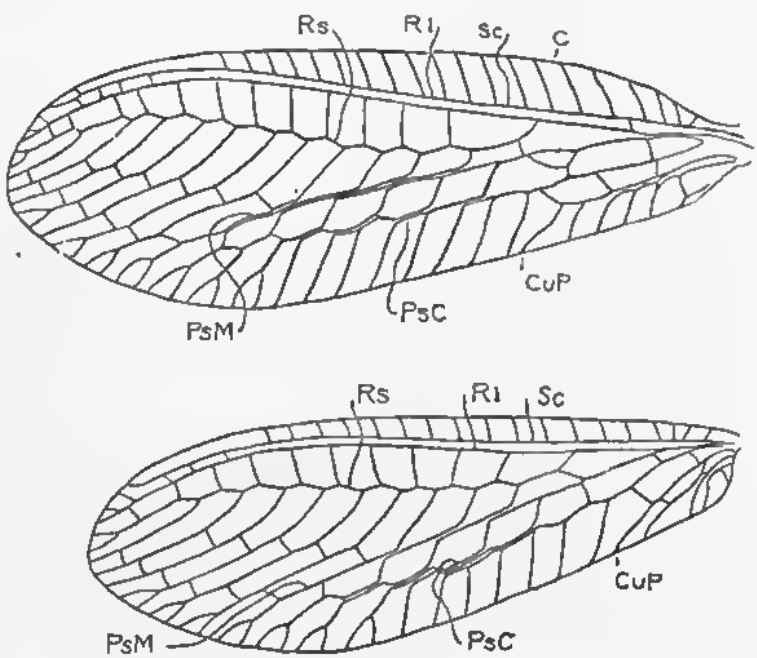

Fig. 23. — *Chrysopa vulgaris* Schneider (Planipenne) schéma montrant la formation des nervures. — *PsC*, nervure pseudo-cubitale; *PsM*, nervure pseudo-médiane.

Source : MNHN, Paris

Les Diptères Cécidomyies ne présentent souvent que deux ou trois nervures longitudinales, ordinairement une radiale, une médiane et une cubitale.

179. — La disparition des transverses implique la réduction des nervures longitudinales. Leur multiplication peut au contraire influer sur la direction d'une nervure longitudinale.

Chez les Chrysopes, les Ascalaphes et les Némoptères, les nervures longitudinales ne sont plus droites, mais disposées en zigzag, les angles alternativement saillants et rentrants forment les transverses et donnent des formations caractéristiques connues sous le nom de pseudo-médiane ou de pseudo-cubitale (fig. 23).

Sur les ailes des Embioptères deux lignes colorées accompagnent la nervure radiale. Enderlein les nomme *radiolimbaria*. Ces bandes colorées ont été nommées nervures médiastines et discoïdales par de Saussure et par Friederichs, qui les considéraient comme des vestigiales.

Références. — Alexander : *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* Sydney, LII, 1927, p. 42 (nervure radiale), — Id., *Canad. ent.*, LIX, 1927, p. 66 (terminologie). — Balfour-Browne : *J. micr. Soc.* London, LXIII, 1944, p. 55 (Coléopt.). — Borror : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXVIII, 1945, p. 168 (Odonates). — Bradley : *Univ. Calif. Publ., Techn. Bull., Ent.*, I, 1922, p. 369 (Hyménopt.). — Id. : A laboratory Guide to the study of the wings of Insects, Ithaca, N. Y., 1931. — Id. : 2e édit., Ithaca, 1939. — Id. *Mém. Soc. ent. Belg.*, XXVII, 1955, p. 127 (Hyménopt.). — Braun : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XII, 1919, p. 349 (Lépidopt. et Trichopt.). — Brown et Nutting : *Trans. ent. Soc. Amer.*, LXXV, 1949, p. 113 (Formicides). — Burks : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXI, 1938, p. 157 (Hyménopt.) et *Bull. Illinois Nat. Hist.*, XXVI, 1953 (Ephém.). — Crampton : *Canad. entom.*, LIV, 1922. — Crosskey : *Trans. ent. Soc.* Lond., CII, 1951, p. 247 (Hyménopt.). — Forbes : 5e Congrès int. Ent. Paris, 1932, p. 277 (nerv. axillaire). — Fraser : *Proc. ent. Soc.* Lond., (A), XIII, 1938, p. 69 (prétrachéation). — Gonin : *Bull. Soc. vaud. Sc. Nat.*, XXXI, 1894, p. 87 (trachéoles). — Hencke : *Nova Acta Leop. Carol.* Halle, IV, 1936, p. 137 (Lépidopt.). — Herbst : *Mitt. D. ent. Gesellsch.*, XV, 1956, p. 27 (trachées). — Imms : *Ent. m. Mag.*, LXVII, 1931, p. 145 (génér.). — Jeannel : *Arch. Zool. exp.*, LXIV, 1926, p. 84 (Coléopt.). — Kohler : *Biol. Zbl.*, Leipzig, LX, 1942, p. 348 (trachées). — Kuhne : *Zs. wiss. Zool.*, CXII, 1915, p. 692 (ailes des Coléopt.). — Lameere : *Bull. Sc. Acad. Belg.* (5), VIII, 1922, p. 138 (nervation). — Lemche : *Vidensk. Medd. Nat. Foren.*, CIV, 1940, p. 127 (origine). — Martynov : *Rev. russe Entom.*, XVIII, 1921, p. 145 (nerv. et trach. des Odonates et des Agnathes). — Needham : *J. N. Y. ent. Soc.*, XLIII, 1935, p. 113 et *Trans. Amer. ent. Soc.*, Philad., LXXVII, 1951, p. 21 (syst. de nervation). — Needham et Comstock : Wings of Insects, *Amer. Nat.*, XXXII et XXXIII (nervation). — Oka et Furukawa : *Biol. Zbl.*, Leipzig, LV, 1935, p. 245 (évol.). — Ragge : Wing-venation of Orthoptera, London, 1955 (B. M.). — Redtenbacher : *Ann. Nat. Hofmus.*, I, 1886, p. 153 (génér.). — Ross : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXIX, 1936, p. 99 (Hym.). — Semichon : *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1924, p. 207 (form. des nervures,

Source : MNHN, Paris

tissu adipeux). — VIGNON : *Arch. Mus. Hist. nat.* Paris (6), IV, 1929, p. 89 (génér.). — ZALESSKY : *Proc. ent. Soc.* Lond. (A), XIX, 1944, p. 37 (terminologie). — ZEUNER : Fossil Orthoptera ensifera, London (B. M.), 1939, p. 5 *(costa secans)*.

PLIS

180. — **Origine des plis.** — Par suite d'actions mécaniques ou autres, la membrane alaire peut être pliée près des nervures ou dans l'intervalle des nervures. Les plis sont simples ou ramifiés, longitudinaux ou transversaux. Certains plis importants peuvent être renforcés par un épaississement de la membrane.

Ces épaississements, nervures bâtardes, fausses nervures ou *pseudoneuria*, peuvent ressembler à des nervures et être pris pour telles. Ils sont parfois suffisamment constants pour être utilisés dans les études systématiques, et sont de même nature que les secteurs intercalaires (**168**).

181. — Le pli cubito-anal, ou vannal, se rencontre dans presque toutes les ailes normales. Il se trouve théoriquement entre la cubitale postérieure et la première nervure anale (fig. 17). Ce pli permet au vannus de prendre une position horizontale sur la face supérieure de l'aile — ou de se replier en-dessous du remigium sur l'aile infléchie, tandis que le remigium s'incline en arrière et latéralement.

Le pli vannal, appelé aussi sillon anal, n'est pas placé au même endroit sur les ailes de tous les insectes; il forme la *vena dividens* (**159**).

182. — Chez les Orthoptères il occupe habituellement la position qui vient d'être indiquée, mais de nombreuses espèces sont munies d'une nervure séparatrice secondaire qui forme une côte dans le pli vannal (fig. 19). Chez les Blattides l'aile antérieure présente le pli vannal immédiatement avant la première anale courte (fig. 51).

Chez les Plécoptères le pli vannal est placé derrière la nervure cubitale postérieure, mais il se confond à la base avec la première nervure anale (fig. 24 et 57). Chez les Homoptères Cicadides, le pli vannal est confondu avec la première nervure anale.

Ces variations dans la position du pli vannal affectent rarement le système des nervures anales.

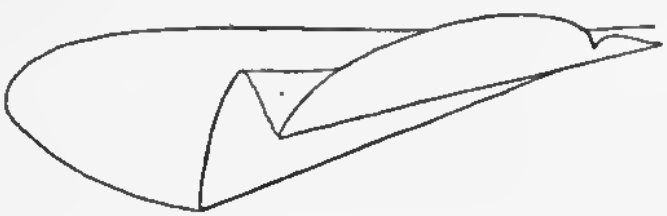

FIG. 24. — Aile postérieure d'une *Sialis* (Plécoptère), pliure pendant le repos.

Source : MNHN, Paris

183. — Chez la plupart des Oligonéoptères à ailes étroites le vannus se réduit et le pli vannal s'oblitère. On en trouve le vestige dans un pli situé entre la cubitale postérieure et la première nervure anale.

Lorsqu'il est bien développé, le jugum est séparé du vannus par le sillon axillaire ou pli jugal *(plica jugalis)*. Dans l'aile infléchie le jugum est habituellement relevé ou abaissé sur le bord interne du vannus.

184. — Les autres plis que l'on peut observer sur les ailes sont des formations secondaires propre à une famille, à un genre, peut-être à des espèces particulières. On distingue des plis longitudinaux placés entre les nervures — ou doublant les nervures et permettant de plier l'aile dans sa largeur à la manière d'un éventail (insectes plicatipennes), ou des plis transverses, comme les plis des ailes des Coléoptères. Ces plis, plus ou moins compliqués, favorisent la pliure de l'aile sur elle-même, dans sa longueur, de manière à la raccourcir.

Les plis peuvent également être des formations vestigiales qui indiquent l'emplacement d'une nervure ou d'un fragment de nervure disparu dans l'évolution, *e. g.* la base de la nervure médiane convexe (MA) chez les Moustiques, ou le pli médian ou *vena spuria (tabida)* des Diptères Syrphides (**525**) et de certains Névroptères (**486**).

185. — **Position des plis.** — Chez les Orthoptères ensifères la membrane élytrale peut montrer des plis et des aires convexes et concaves caractéristiques des insectes plicatipennes. Ces plis qui, dans certains cas, se développent en sillons, sont souvent en relation avec des nervures concaves, mais la position convexe ou concave des nervures n'est pas toujours constante. La situation des plis et des sillons change en conséquence. Ces plis n'ont qu'une importance relative ; *e. g.* le pli médian du Gryllide *Brachytrypes* est développé, chez la femelle, sur la nervure médiane, mais chez le mâle sa moitié basale traverse la cubitale et contient, près de la base, la première nervure anale. La vraie nervure médiane est repoussée au niveau de la radiale, dans cette région.

186. — Les élytres des Orthoptères sont généralement pliés le long de la nervure radiale, l'aire antérieure à cette nervure étant appliquée le long du corps et formant le champ latéral; le reste, qui forme le champ dorsal, est appliqué plus ou moins à plat sur le corps. Cette disposition est comparable au pli épipleural des Coléoptères (**257**).

Les ailes membraneuses des Dictyoptères, des Chéleutoptères et des Orthoptères sont marquées par deux plis : le pli subcostal, qui est placé entre le champ costal et le champ discoïdal, et le pli vannal (cubito-anal) qui sépare le champ discoïdal du champ anal. Les champs costal et discoïdal, rétrécis et réunis par oblitération du pli sub-costal, forment le champ antérieur, souvent chitinisé. Le champ postérieur, anal ou axillaire, très étendu, est membraneux et plissé en éventail (fig. 54).

187. — Chez les formes à ailes munies d'un champ apical réfléchi, la plicature des ailes postérieures se complique et peut être comparée à celle que l'on observe chez les Forficules (fig. 25). Elle se fait, non seulement suivant les rayons flabellés du champ anal, comme chez les Orthoptères, mais aussi suivant des plis transverses, comme chez les Coléoptères.

Source : MNHN, Paris

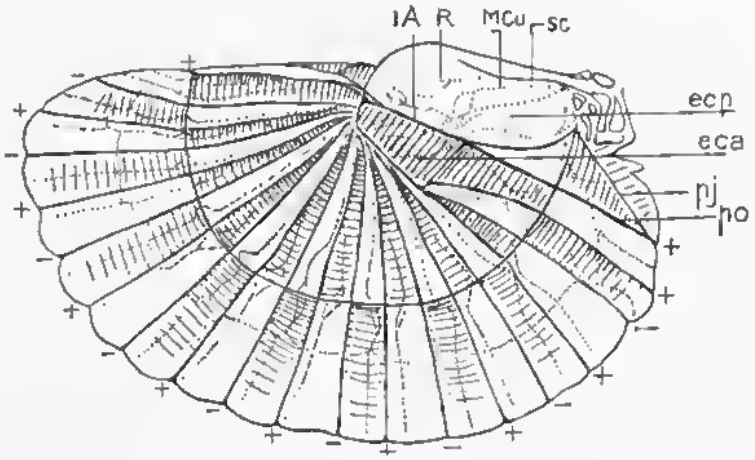

Fig. 25. — *Anechura bipunctata* F. (Dermapt.). Aile postérieure droite montrant la position des plis. Les plis sont représentés en traits pleins, les signes — et + indiquent leur nature concave (—) ou convexe (+). Les nervures sont indiquées en traits pointillés. Les ombres montrent les parties repliées en-dessous. — *eca*, écaille accessoire; *ecp*, écaille principale; *pj*, pli jugal; *po*, pli oblique ou pli anal.

Le premier temps consiste dans le repliement du champ anal, grâce à l'articulation qui limite l'écaille principale et le champ apical corné. Le deuxième temps est une pliure qui se forme le long de la ligne marquée par les dilatations des nervures axillaires; enfin la pliure longitudinale, qui s'effectue entre l'écaille principale et l'écaille accessoire, ramène l'aile pliée sous l'écaille.

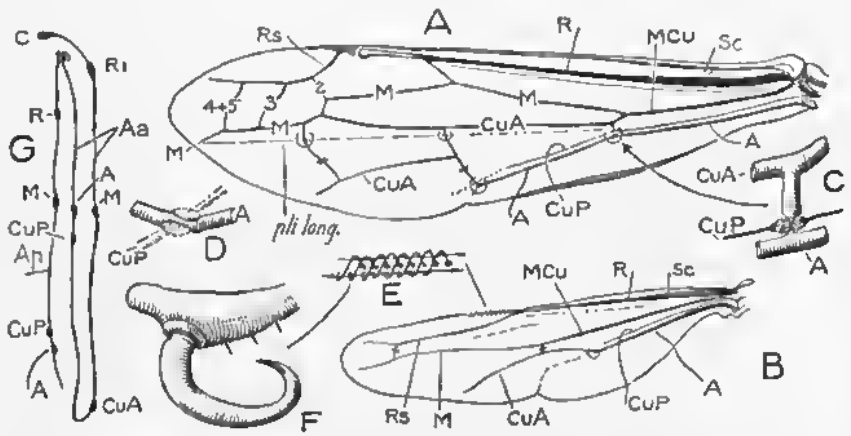

Fig. 26. — Ailes de la *Vespa crabro* L. (Hyménopt.). — A, Aile antérieure montrant le pli longitudinal. — B, Aile postérieure. Le signe ○ indique l'emplacement des thyridies. — C, Thyridie de la nervure transverse *cu* de l'aile antérieure. — D, Thyridies de la nervure anale de l'aile postérieure. — E, Hamules d'accrochage de l'aile postérirure. — F, Un crochet (hamule), très grossi. — G, Schéma de la pliure de l'aile antérieure (d'après Janet, modifié). *Aa*, aile antérieure; *Ap*, aile postérieure.

Source : MNHN, Paris

188. — L'aile des Coléoptères est très évoluée (sauf quelques exceptions, Lyméxylonides, Rhipiphorides, *Necydalis*), sa partie distale articulée se rabat sur la partie proximale pour s'abriter sous les élytres. Ce pli articulaire de la partie distale de l'aile a déterminé la spécialisation des nervures. Certains auteurs le considèrent comme un homologue du pterostigma. Il correspond à l'extrémité du radius dans les ailes antérieures (**227**).

189. — Chez les Homoptères au repos le champ anal des ailes postérieures se replie sur la face inférieure de l'aile. Chez les Hétéroptères la suture clavale sépare le clavus de la base de l'hémélytre (**455**)

En dehors des espèces déjà citées beaucoup d'autres plient leurs ailes postérieures dans le sens longitudinal, les nervures correspondant aux rais d'un éventail. Ces insectes sont diploptères ou duplicipennes (*e. g.* Névroptères, Trichoptères, Strepsiptères, certains Coléoptères).

190. — Les ailes supérieures des Hyménoptères Vespides (sauf quelques Masarides) sont repliées longitudinalement suivant une ligne qui suit la nervure médiane et qui coupe trois transverses à leur partie supérieure (fig. 26). La pliure s'effectue par la suite. La duplicature des ailes supérieures s'observe chez les Vespides, les Leucospides et les Evaniides (Janet, v. aussi **249**).

La pliure des ailes supérieures est un phénomène exceptionnel chez les insectes. Cependant les Hétéroptères Scutellérines Plataspidiens replient transversalement leur longue membrane hémélytrale.

191. — **Ailes enroulées.** — Les ailes des Diptères Strébliides (*e. g. Nycteribosca*) sont habituellement enroulées longitudinalement l'une dans l'autre et logées au repos dans une gouttière creusée sur la face tergale de l'abdomen. Au contraire les ailes des Plécoptères Leuctrides et Taenioptérygides sont enroulées longitudinalement; elles forment un fourreau qui enveloppe l'abdomen et lui donnent l'apparence cylindrique (ailes convolutées des insectes strepsiptères).

Les Lépidoptères du groupe des Crambines enroulent leurs ailes sur les côtés du corps.

192. — Les ailes postérieures des Orthoptères Gryllacrides *Schizodactylus* sont très longues et remarquables par le grand nombre de nervures longitudinales et l'absence presque complète de nervules transverses. La partie terminale des ailes dépasse largement l'extrémité de l'abdomen. Elle se plisse au repos et, de chaque côté, les ailes antérieures et postérieures s'enroulent en spirale sur la face dorsale de l'abdomen (**245**).

193. — **Variations et oblitérations des plis.** — Dans le cas de réduction de développement des ailes, les plis sont plus ou moins affectés et suivent le sort des nervures qu'ils doublent. Chez le Coléoptère *Sitona lineata*, brachyptère, l'aile au repos, au lieu d'être pliée deux fois, n'est pliée qu'une fois à l'extrémité. D'autres individus de la même espèce, dont le brachyptérisme est encore plus accusé, ne plient plus leurs ailes.

194. — La *vena spuria* des Diptères Syrphides ou de certains Névroptères Raphidioptères est variable en forme et en étendue. C'est peut-être le souvenir d'une aile pliée longitudinalement comme chez les Vespides.

Source : MNHN, Paris

L'interruption des transverses pour permettre le passage du pli peut le faire croire.

Les Diptères Brachycères du genre *Cerioïdes* et les Nématocères Simuliides et Blépharocérides montrent des plis alaires sur la ptérothèque nymphale. Ils s'oblitèrent et deviennent de faux plis chez l'imago (nervures vestigiales).

195. — Ligne de rupture. — A un moment de leur vie imaginale certains insectes perdent leurs ailes (Zoraptères, Blattes, Termites, Thysanoptères, quelques Diptères; aptérisme traumatique, **306**). La coupure se produit au niveau d'un pli ou d'une ligne préformée placée ordinairement à la base de l'aile. La ligne de rupture alaire des Zoraptères est située avant le début des nervures (**418**).

Chez les Termites et les Blattes *(Salganea* et *Panesthia)*, ce caractère est indépendant pour chaque groupe. Les ailes des Termites présentent une ligne transversale de moindre résistance — suture basilaire — au niveau de laquelle elles se brisent après l'essaimage. Cette ligne caractéristique a une conformation différente suivant les genres : elle est à peine indiquée sur les ailes postérieures des *Calotermes*.

Les femelles des Fourmis perdent leurs ailes peu après la fécondation. Cette chute est provoquée par l'action des muscles directs qui produisent une torsion des ailes. L'aile s'ampute près de sa base, le long d'une ligne transverse préexistante.

Après le vol nuptial, l'aile du Diptère *Lipoptena cervi* se brise près de la base, sur une ligne de moindre résistance située au niveau de la transverse humérale et sur l'amincissement basal de la nervure radiale.

Références. — Forbes : *Psyche*, Boston, XXXI, 1921, p. 254 (Coléopt.) et *J. N. Y. ent. Soc.*, XXXIV, 1926, p. 42 (Coléopt.). — Hardy : *Ent. m. Mag.*, LXXI, 1945, p. 93 (Dipt.). — Janet : Observations sur les Guêpes, Paris (Naud), 1903. — Wilkinson : *Trans. Eastb. nat. Hist. Soc.*, XII, 1940, p. 9 (Col.).

RÉGIONS ALAIRES

196. — L'aile est asymétrique, le contour de la marge antérieure est différent de celui de la marge postérieure. Les régions alaires fonctionnent différemment pendant le vol. Elles sont modifiées par les déformations de la surface, par les torsions provoquées par la résistance de l'air, par les mouvements et la position de l'aile. L'articulation basale, complexe, présente des épaississements chitineux qui agissent indépendamment. Le travail de cette articulation, provoqué par des muscles puissants, réagit violemment sur la partie libre de l'aile. Il en résulte que la conformation de la nervation de la région antérieure alaire (limitée par le pli vannal) est rarement symétrique ou superposable à celle de la région postérieure.

Source : MNHN, Paris

Morphologiquement l'aile est partagée en champs longitudinaux. Ces champs sont eux-mêmes divisés en espaces et transversalement en zones.

Champs

197. — Longitudinalement, sur la marge antérieure, on distingue le champ costal avec les espaces costal et sous-costal (fig. 27).

Le champ discoïdal, ou marge intérieure, renferme les espaces radial, médian et cubital.

Le champ anal forme la marge postérieure.

Tous ces champs dépendent de l'articulation basale formée par la région axillaire et ses sclérites et des nervures qui leur sont soumises.

Les champs, séparés par des lignes formées par des plis, sont distincts sur les ailes des insectes qui présentent un champ anal très développé, et particulièrement chez ceux qui plissent la région anale ou *vannus* lorsque l'aile est infléchie.

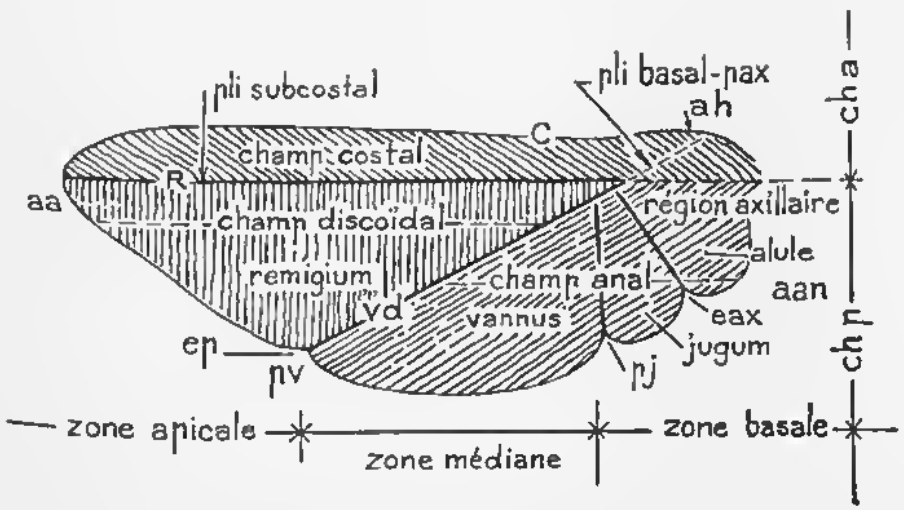

Fig. 27. — Régions alaires. — *aa*, angle apical; *aan*, angle anal; *ah*, angle huméral; *c*, épaississement costal ou nervure costale; *cha*, champ antérieur; *chp*, champ postérieur; *eax*, excision alaire; *ep*, excision préanale ou préaxillaire; *pax*, pli basal ou axillaire; *pj*, pli jugal; *pv*, pli vannal *(= vena dividens)*; *R*, emplacement de la nervure radiale et du pli subcostal; *vd*, *vena dividens*. (Voyez aussi les fig. 12 et 19.)

198. — Les deux champs costal et discoïdal réunis forment une région alaire antérieure forte, région préanale ou rémigiale *(remigium)*, aire propulsive, active pendant le vol.

Le champ anal forme la région alaire postérieure, faible, passive, aire de support ou de glissement de l'aile.

Les régions alaires antérieure et postérieure sont séparées par un sillon plus ou moins accusé (pli vannal [**159**]).

Source : MNHN, Paris

La région située entre le champ anal et le thorax (*neala* ou *jugum*, champ postanal des ailes des Termitides), parfois indistincte du champ anal, est séparée du vannus par le pli jugal. Elle complète l'aire de support du champ anal (**167**).

Zones

199. — Transversalement l'aile se divise en zones basale, médiane et apicale (marge extérieure ou apicale, angle apical).

A la base antérieure de l'aile, près du thorax, on trouve l'angle huméral.

A la base postérieure, toujours contre le thorax, on trouve l'angle anal.

Chez les Diptères, la base postérieure de l'aile peut montrer un lobe membraneux (alule) et une paire d'écailles plus ou moins développées (cuillerons) (fig. 100).

200. — Le maximum de modifications dans la répartition des régions alaires est montré par les Dermaptères. Ici, l'aile peut se diviser en cinq parties : le champ marginal; l'écaille, avec deux nervures (radiale et cubitale); l'écaille accessoire représentant la partie cornée de la base de l'aile; le champ apical qui fait suite à l'écaille; le grand champ anal, transparent et plié en éventail, soutenu par une nervure anale qui entoure l'aile et une série de nervures axillaires sinueuses réunies par des transverses (fig. 65).

201. — L'écaille ou moignon alaire des Termites est la partie restant attachée au thorax après la chute de l'aile. Ces moignons atteignent de grandes proportions chez les imagos désailés des *Mastotermitidae*.

Chez les Chéleutoptères (Phasmes) les élytres présentent un champ précostal. Les ailes postérieures sont remarquables par la présence d'un champ antérieur défini, à texture et coloration particulières. Ce champ antérieur paraît compléter le rôle protecteur que les élytres trop courts ne peuvent assumer (fig. 58).

202. — Chez les insectes tétraptères le champ limité par le bord costal des ailes antérieures forme le *prototoma*. Sur l'aile postérieure de certains Hyménoptères la marge antérieure s'appelle *proloma*, l'angle antérieur progonic, la marge apicale *exoloma*. Sur une aile triangulaire la région distale externe, située entre l'apex et l'angle postérieur anal, forme le *termen*.

203. — **Remigium**. — Comprend la plus grande partie de la région antérieure de l'aile (champ costal et discoïdal) étendue entre l'épaississement costal et le pli vannal.

Le champ costal ou central, qui comprend la région supérieure et longitudinale de l'aile, près de l'épaississement costal, peut être limité postérieurement par la nervure radiale lorsque celle-ci est étendue sur toute la longueur de l'aile. Le champ discoïdal est limité antérieurement par la radiale et postérieurement par le pli vannal (fig. 27).

204. — Dans une aile normale le remigium est soutenu par les nervures sous-costale, radiale, médiane et cubitale. Ces nervures ont tendance à se

Source : MNHN, Paris

rassembler dans la région costale. Elles donnent ainsi une plus grande rigidité à la moitié antérieure de l'aile.

205. — Sur l'aile infléchie le remigium tourne postérieurement sur la connexion basale du rameau radial au moyen de la deuxième plaque axillaire. La base du champ médio-cubital est repliée dans la région médiane sur la région axillaire, le long du pli basal (fig. 12), entre les plaques médianes de la base de l'aile. Les axillaires et les plaques sont soumis directement aux muscles moteurs.

206. — Chez les Coléoptères le remigium est limité antérieurement par la nervure radiale (pli subcostal) renforcée à la base, par les vestiges de la costale et de la sous-costale.

La médiane postérieure, habituellement bien développée, est le principal soutien du remigium; le secteur radial et la médiane sont peu développés et incomplets.

Dans la partie flexible de l'articulation distale les cellules radiales et médianes sont limitées par les nervures du même nom, unies par des transverses. Les parties mobiles (champ anal et région axillaire) viennent se plier sur le cadre triangulaire formé par ces nervures.

207. — Sur toutes les ailes à partie distale non repliable, les nervures cubitales appartiennent au remigium. Chez les Coléoptères le remigium est formé par le cadre radio-médian, et sa partie distale repliable ne comprend que des branches de la radiale et de la médiane. Les cubitales ordinairement faibles et incomplètes sont repoussées dans le champ anal.

Chez les Hétéroptères la corie *(corium)* des hémélytres correspond au remigium.

208. — Chez les Lépidoptères nocturnes le champ médian de l'aile, limité antérieurement et postérieurement par de légères lignes transverses, forme le système symétrique central.

Chez les Odonates l'aréole discoïdale comprend un nombre variable de rangées de cellules situées sur la face externe du triangle basal, entre M4 et Cu1. Ce sont les cellules discoïdales ou post-triangulaires de Comstock.

209. — **Région anale ou vannus.** — Chez les insectes à vol lent, le champ anal de l'aile postérieure est souvent élargi et forme une expansion flabelliforme (région vannale). Elle peut être élargie pour former une surface de soutien pendant le vol (Plécoptères, Orthoptères).

Lorsque le vannus est très développé il est séparé du remigium par le pli vannal *(plica vannalis)* et de la région jugale par le pli jugal.

Habituellement triangulaire le vannus est soutenu par des nervures anales étalées en éventail sur toute sa surface; ces nervures anales dépendent directement d'un axillaire particulier, comme dans les grandes expansions flabelliformes des ailes postérieures des Orthoptères (fig. 12 et 63).

210. — Les insectes à vol rapide réduisent la surface de la région anale, mais les nervures forment une partie essentielle de cette région. Chez ceux dont les deux ailes servent au vol, l'aile postérieure amincie prolonge souvent l'aire anale (ou de glissement) de l'aile antérieure. Cette disposition particulière modifie l'emplacement et la forme des nervures pour obtenir le but cherché.

Source : MNHN, Paris

211. — Chez les Coléoptères les nervures cubitales, ordinairement faibles et incomplètes, sont repoussées dans le champ anal. Ce champ est donc soutenu par les nervures cubitales et anales, toujours sinueuses et réunies par des « transverses » délimitant plusieurs cellules.

Malgré toutes les modifications qu'il subit, *le vannus* est rarement nul. C'est le *clavus* des hémélytres des Hétéroptères et des Homoptères. Ce clavus est limité chez les Homoptères par un sillon articulaire.

212. — Chez les Blattes le pli vannal (*vena dividens* [**159**]) sépare l'aile en deux parties : une antérieure et une postérieure. Le champ antérieur est pourvu de nombreuses nervures, le champ postérieur ou jugal, très développé, porte un grand nombre de nervures anales. A l'extrémité de la *vena dividens* on voit souvent une petite aire subtriangulaire, dépourvue de nervures (triangle intercalé [**222**]).

213. — Le champ antérieur ou préanal des Orthoptères Acrididés est limité par une échancrure à laquelle aboutit la vena dividens logée dans le pli anal; le champ postérieur ou anal, beaucoup plus développé, porte de nombreuses axillaires primaires convexes et secondaires concaves.

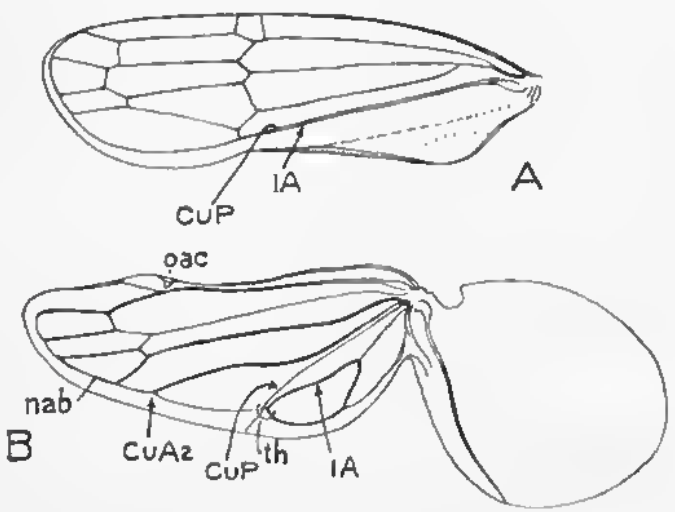

FIG. 28. — *Dibolopterus exallatus* F. (Homopt.). — A, élytre; B, aile volante portant une alule très développée; *nab*, nervure amblante; *th*, le signe ○ marque l'emplacement de la thyridie; *oac*, onglet d'accrochage.

214. — **Région jugale.** — La neala de Martynov, *jugum* ou champ postanal, est un lobe ou une aréa membraneuse située à la base postérieure de l'aile, près du vannus dont elle est séparée par le pli jugal *(plica jugalis)*. La région jugale peut être renforcée par quelques petites sclérifications irrégulières, semblables à des nervures, ou par deux nervures vraies, la nervure arquée *(vena arcuata)* et la nervure cardinale (*vena cardinalis* [**167**]).

Quand la région jugale des ailes antérieures forme un lobe libre, le jugum est saillant en dessous de l'angle huméral des ailes postérieures et forme un

Source : MNHN, Paris

organe de réunion pour les deux paires d'ailes, d'où le nom de jugum donné à cette région.

215. — Chez les Lépidoptères jugates, la neala porte un lobe allongé digitiforme. Chez les Acridides, le jugum est représenté par une membrane placée près de la dernière nervure anale. Au contraire, le jugum est bien développé chez les Mantides.

La neala est réduite chez les Coléoptères comme chez les Oligonéoptères : Névroptères, Mécoptères, Diptères, Lépidoptères et Hyménoptères. Elle ne présente plus qu'une nervure jugale (quatrième anale ou accessoire de d'Orchymont).

216. — Chez les Termites la région axillaire appelée jugum dans l'aile antérieure est considérée comme l'homologue du champ postanal de l'aile antérieure des *Mastotermes*. Le jugum plus ou moins développé peut s'observer sur les ailes postérieures, *e. g. Trochophora* (Tenthrédes), *Dilobopterus* (Homopt. Jassidés, fig. 28) et *Lobophora halterata* (Lepid. Géométre [Hobby]) (fig. 93).

217. — Les ailes postérieures des Cicadides présentent un épaississement de la membrane dans la région anale, la trochlée. La trochlée est elle-même réunie au mésonotum par un *frenulum* ou *ponticulus*. Chez les Trichoptères la trochlée est un petit espace elliptique situé sur l'aile postérieure, prés de la base d'une nervure médiane. C'est la membranule des Odonates Anisoptères (fig. 22 et 60). Elle ne porte pas de nervures (**230**).

218. — **Cellules alaires.** — Les espaces alaires limités par les nervures sont connus sous le nom de cellules. Ces dernières sont désignées habituellement par le nom de la nervure qui en forme le bord antérieur. Elles sont numérotées en partant de la base de l'aile jusqu'à l'extrémité (cellules r1, r2, r3, etc.).

Une cellule est dite fermée lorsqu'elle est limitée du côté apical par une nervure transverse.

La cellule discoïdale est une cellule de la zone médiane de l'aile formée par la réunion d'une cellule radiale et d'une cellule médiane par oblitération d'une nervure séparatrice.

219. — Quand deux nervures se confondent, la cellule qui était entre elles s'oblitère. Si les nervures R2 et R3 fusionnent, la cellule placée derrière la nervure R 2 + 3 est désignée comme cellule r3 (non comme r 2 + 3), la cellule r2 ayant disparu. Assez fréquemment deux ou plusieurs cellules adjacentes peuvent devenir confluentes par suite de l'atrophie de la ou des nervures qui les séparent. La cellule composée est alors désignée par une combinaison des abréviations appliquées aux cellules séparées à l'origine. C'est ainsi que la cellule formée par la fusion des cellules r et m se nomme r + m (fig. 29).

220. — Ce système est avantageux dans le cas de la soi-disant cellule discoïdale par exemple, cette appellation « discoïdale » étant utilisée dans plusieurs ordres d'insectes pour désigner une cellule différente dans chaque cas.

Dans la plupart des familles de Coléoptéres appartenant aux Polyphages, les nervures médianes se spécialisent, la médiane antérieure prend la forme d'une récurrente et entoure une cellule médiane qui reste ouverte

Source : MNHN, Paris

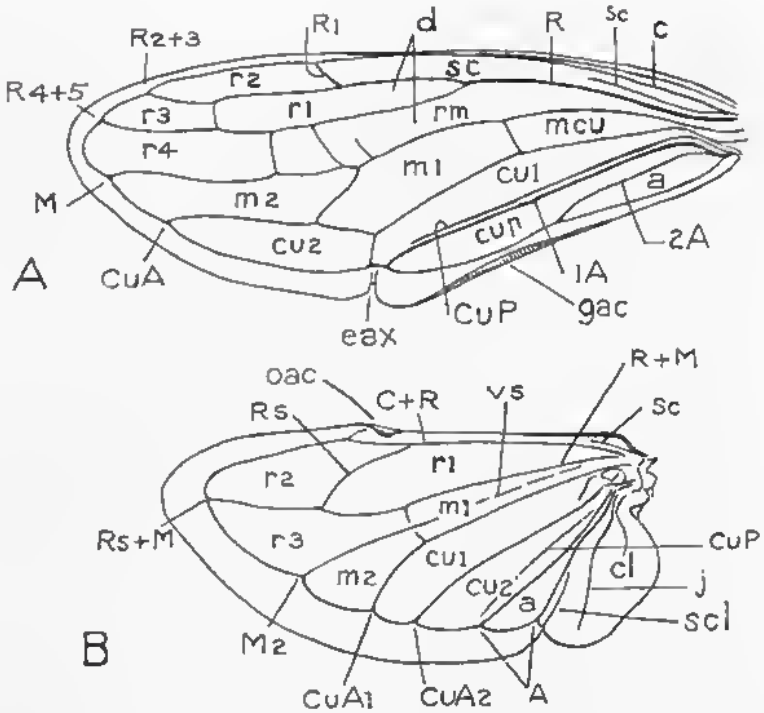

FIG. 29. — *Hoplophorion vicinum* Fairm. (Homopt.). Cellules alaires. A, élytre ou aile antérieure. — B, aile membraneuse. — *a*, cellule anale; *cl*, *clavus*; *cu 1*, *2*, cellules cubitales; *cup*, cubitale postérieure; *d*, cellule discoïdale; *eax*, exclsion axillaire; *gac*, gouttière d'accrochage; *j*, nervure jugale; *m 1*, *2*, cellules médianes; *mcu* médio-cubitale; *oac*, onglet d'accrochage; *r 1*, *2*, *3*, *4*, cellules radiales; *rm*, cellule radio-médiane; *sc*, cellule sous-costale; *scl*, suture clavaire; *vs*, *vena spuria*.

proximalement (*apertum* [fig. 107]). Chez les Coléoptères adéphages, une deuxième nervure médiane transverse forme la cellule médiane, et cette cellule (*oblongum* [fig. 104]) constitue une « charnière » lorsque l'aile se replie ([543] d'Orchymont, 1920).

221. — Chez les Lépidoptères la cellule intruse est placée entre les branches antérieures et postérieures de la médiane, l'aréole est formée par la cellule radiale fermée de l'aile antérieure. La cellule close formée par la fusion de l'aréole avec la cellule basale est appelée aréocelle (fig. 18). Dans certains groupes supérieurs la tige de R 4 + 5 *(chorda)*, placée au-dessus de la cellule basale, disparaît, l'aréole ainsi incorporée dans la cellule basale forme l'aréocelle.

222. — L'aréole des Hétéroptères est une petite cellule radiale (fig. 68). Chez les Hyménoptères les aréolettes (fig. 111), placées entre les cellules costales et le bord apical, prennent le nom de cellules protomésales. Chez quelques Homoptères l'aire pétiolaire est formée par les cellules apicales. Sur les élytres des Gryllides le champ apical placé entre M et Cu forme le triangle intercalé (fig. 30).

Source : MNHN, Paris

Aires et organes alaires particuliers

223. — Chez certains Névroptères l'aire cunéiforme radiale est située entre la partie distale de la nervure R5 et la médiane — ou entre les branches de la nervure R5 (Comstock).

L'aire scapulaire comprend la partie antéro-costale la plus rapprochée de l'épaule. Chez les Orthoptères l'aire radiale peut se nommer médiastinale, ulnaire ou scapulaire. C'est l'espace compris entre les nervures sous-costale et radiale.

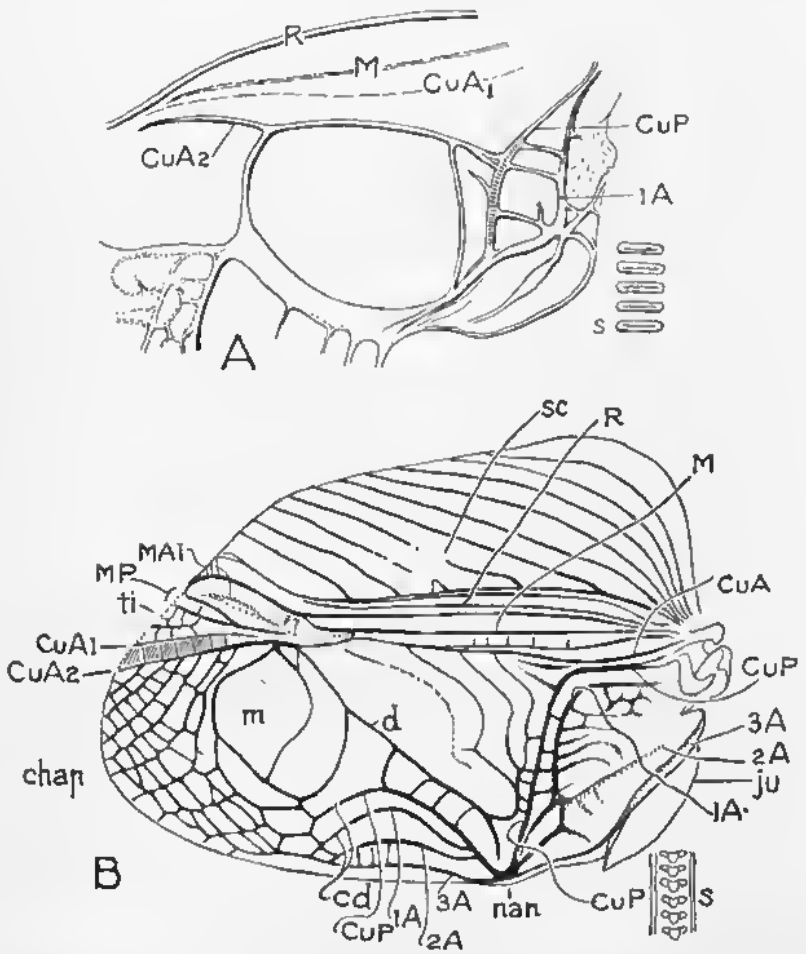

Fig. 30. — A, Miroir de l'élytre gauche de la *Tettigonia viridissima* L. (Orthopt.). Les nervures M et CuA ne sont visibles que sous forme de plis. — B, Élytre du *Gryllus campestris* L. — *cd*, cordes; *CuP*, cubitale postérieure « nervure stridulante »; *d*, diagonale; *m*, miroir; *S*, détail de la nervure stridulante × 600; *tl*, triangle intercalé.

Source : MNHN, Paris

224. — L'aire discoïdale ou discale occupe ordinairement la partie centrale de l'aile et désigne la cellule discale. Chez les Orthoptères l'aire discale tegminale désigne l'espace compris entre l'aréa postérieure ou anale, et l'aréa antérieure ou costale. C'est l'aréole ou champ discoïdal.

L'aréa basale ou articulaire est formée par l'espace le plus rapproché de la base de l'aile, près de son attache avec le corps.

225. — Chez les Odonates, l'espace basilaire est limité par la radiale, la cubitale, l'*arculus* et la base de l'aile. C'est l'espace médian de Garman. La cellule lancéolée est la deuxième cellule anale de Comstock.

Le miroir, que l'on observe chez les Orthoptères Tettigoniides et Gryllides, est une membrane élytrale cernée par les nervures cubitales (*speculum*). Cette membrane renforce le son émis pendant la stridulation (fig. 30). Le miroir est aussi une partie brillante formant tache sur l'aile de certains insectes. Quelques Cicindélides portent un miroir sur leurs élytres.

226. — **Thyridies.** — Ce sont de petites taches blanchâtres placées près de l'anastomose du disque alaire dans la première cellule médiane de l'aile de certains Névroptères *(Dilar)* — ou sur les nervures récurrentes de la cellule cubitale chez certains Hyménoptères (fig. 111) et Ephéméroptères. On les appelle aussi bulles ou *nygmata*. Chez les Trichoptères et les Mécoptères, les thyridies sont des taches hyalines, semi-transparentes, généralement non ciliées, situées sur les deux ailes, sur la fourche de la nervure médiane. Ce sont peut-être les homologues du *stigma* des Mantes (**228**) et des dilatations des nervures des Forficules (fig. 65). On croit que ce sont des organes sensoriels. Les nodules cornés qui occupent la base de la cellule r 1 + 5 et l'apex de la cellule thyridiale sont peut-être aussi des organes sensoriels (**504**).

Chez les Trichoptères la cellule formée par la première fourche de la nervure médiane, ou la cellule placée derrière les thyridies, est appelée cellule thyridiale.

227. — **Bathmis.** — Le *pterostigma*, *stigma* ou anastomose, est une aire sclériliée (ou une tache opaque) située sur le bord antéro-apical de l'aile, parfois étendue sur une ou plusieurs cellules chez beaucoup d'insectes. Le pterostigma est en communication avec une trachée et renferme de l'air. Il semble servir à réunir solidement les nervures au bord antérieur et à accroître l'efficacité du battement de l'aile en ajoutant de la résistance et du poids au point de choc de l'aile avec l'air.

228. — Le pterostigma peut être un épaississement physoneurique non cavitaire de la nervure costale ou radiale. On peut l'observer plus ou moins développé chez les Odonates, les Hyménoptères, les Psocoptères et certains Diptères. Chez les Odonates le pterostigma se trouve à l'extrémité de la radiale et forme le *carpus* (fig. 52).

Chez les Raphidioptères et certains Homoptères Dictyopharides du genre *Pibrocha* le pterostigma est soutenu par une ou plusieurs nervures transverses. Sur les ailes antérieures des Mantides une tache calleuse placée sur la partie moyenne de la nervure médiane est aussi appelée stigma :

Source : MNHN, Paris

c'est une déformation d'un ou deux rameaux de la nervure. Elle n'a pas de rapport avec le *bathmis*.

229. — Chez les Abeilles la partie de la cellule marginale située en dessous du pterostigma constitue la cellule substigmatique (1re radiale 1), et la partie au-delà du pterostigma forme la cellule poststigmatique. C'est la 2e radiale 1 de Comstock et Smith.

Chez les Névroptères planipennes, la cellule hypostigmatique est une cellule allongée placée derrière la fusion de Sc et de R1. C'est l'espace hypostigmatique de Tillyard.

Modification de la conformation alaire par un autre organe somatique

230. — **Tendo.** — L'aire anale des ailes postérieures peut former une excavation ou gouttière pour permettre les mouvements de l'abdomen — ou éviter inversement le frottement des ailes contre l'abdomen. Cette aire est désignée sous le nom de *tendo*, et improprement par les noms de *frenum* et de *frenulum*. Chez les Trichoptères le tendo est le petit espace elliptique situé à la base des ailes postérieures, près de la base des nervures anales, derrière la trochlée (**217**).

231. — **Tornus.** — Le tornus est l'angle formé entre les bords postérieur et distal dans une aile de forme triangulaire, situé après la première cubitale CuA1. Chez les Lépidoptères c'est la jonction du termen et du

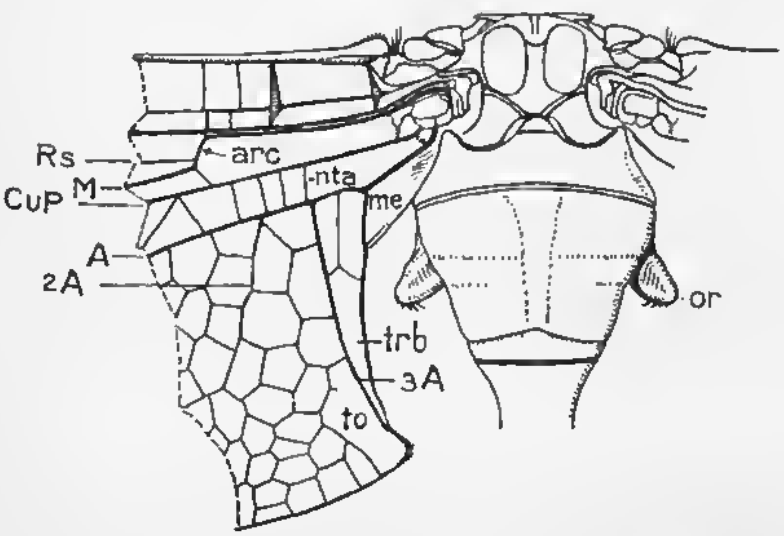

Fig. 31. — *Aeshna cyanea* Latr. (Odonate). Base de l'aile et oreillettes abdominales. — *arc*, *arculus* ; *me*, membranule ; *nta*, nervure transverse anale ; *or*, oreillette ; *to*, *tornus* ; *trb*, triangle basal.

Source : MNHN, Paris

dorsum alaires. La forme de l'angle du tornus peut être modifiée par la présence d'organes somatiques particuliers situés à son niveau. Le tornus des Odonatoptères est une conformation de la région anale de l'aile particulière aux mâles (**323**).

232. — **Oreillettes.** — On trouve chez les représentants de certaines familles d'Odonates Anisoptères, de chaque côté du deuxième segment abdominal, deux prolongements ou excroissances auriculiformes épineuses (fig. 31). Bien développées chez les mâles, ces excroissances sont réduites ou nulles chez les femelles. Lorsque ces protubérances sont absentes, les ailes sont arrondies au tornus; au contraire les ailes sont angulaires ou plus ou moins profondément excisées chez les espèces qui sont munies d'oreillettes.

D'après Tillyard la fonction de ces organes est inconnue, mais ils agissent en accord avec l'angle anal de l'aile pour contrôler le vol. L'aile serait excisée pour ne pas gêner le fonctionnement de ces organes. D'après M. Fraser les oreillettes fonctionnent comme organes accessoires pendant la copulation.

Alule

233. — Chez de nombreux Diptères une profonde incision de l'aire anale de la membrane alaire, derrière la nervure anale, forme un lobe alaire basal placé entre la base de l'aile et le cuilleron alaire ou interne lorsqu'il existe. L'alule, improprement appelée « squamule » chez les Diptères, ne porte pas de nervures (fig. 101). Lorsqu'elle est très développée elle peut être désignée sous le nom de *velum*.

234. — La base de l'élytre de certains Coléoptères recouvre parfois un organe membraneux appelé squame. Cet organe est une spécialisation de la partie postjugale de l'élytre, qui serait homologue de l'alule des Diptères. La squame existe chez les Coléoptères terrestres et certains aquatiques; chez ces derniers elle est considérée comme un organe respiratoire qui retient une bulle d'air sous l'élytre, au voisinage du premier stigmate abdominal.

235. — La membrane des ailes antérieures des Hyménoptères peut offrir une excision préanale au niveau de l'apex de Cu + A, et une excision axillaire précédant immédiatement le lobe postérieur. Les ailes postérieures portent une excision préaxillaire à l'apex de la nervure Cu + A.

Cuillerons

236. — Chez les Diptères Brachycères l'angle postérieur de la base de l'aile présente une paire de lobes membraneux plus ou moins développés, scalariformes, bordés par un épaississement en bourrelet frangé de poils (*legnum*). Ces lobes, connus sous le nom de cuillerons, squames ou calyptères,

Source : MNHN, Paris

ont été considérés à tort comme des spécialisations du champ jugal; ils ont été improprement nommés « *tegulae* ».

237. — Les cuillerons des Muscoïdes sont très développés (fig. 100). La squame externe, placée près de l'alule, prend naissance à la base de l'aile, derrière le troisième sclérite axillaire, et représente le lobe jugal des autres insectes. C'est le cuilleron alaire ou antisquame. Il est mobile sur l'aile.

La squame interne, plus grande, provient de la marge scutellaire postérieure du segment alifère. Cette squame forme une écaille protectrice pour le balancier. C'est le cuilleron thoracique ou squame (proxacalyptère ou préhaltère). Il est immobile.

Ces organes sont dépourvus de nervation.

Dans l'aile repliée sur le corps le cuilleron externe ou supérieur se retourne sur la squame interne, celle-ci n'étant pas affectée par le mouvement de l'aile.

Sous les cuillerons les Diptères Syrphides portent un organe sensoriel appelé plumule, utilisé pendant le vol. Les Diptères Bombyliides présentent au même endroit une plage de poils raides *(frenulum)*.

Références. — Bradley : *Univ. Calif. Publ., Techn. Bull., Ent.*, I, 1922, p. 369 (Masarides). — Crampton : *J. N. Y. ent. Soc.*, XXII, 1924, p. 248. — Forbes : *Ent. News*, Phil., X, XXXV, 1924, p. 230 *(nygmata)*. — Hobby : *Proc. ent. Soc.* London (A), XII, 1937, p. 72 (alules de Tenthrède, Jasside et Lépid.). — Schmidt : *Mitt. disch. ent. Ges.*, IX, 1939, p. 53 *(pterostigma)*. — Stellwaag : *D. ent. Zs.*, 1914, p. 419 (alule des Coléopt.). — Stichel : *D. ent. Zs.*, 1922, p. 332 (axillaire des Papilionides).

FORMES DES AILES ET STRUCTURES

Forme

238. — Chez la plupart des insectes bons voiliers les ailes sont allongées, plus ou moins étroites et pointues (angustipennes), le bord antérieur est subrectiligne, le bord postérieur plus ou moins courbé extérieurement de l'apex vers la base. Généralement l'aile affecte une forme plus ou moins triangulaire. La base, toujours étroite, a une grande importance pour la mobilité de l'organe.

239. — Les Lépidoptères qui possèdent quatre ailes à peu près semblables sont dits homoncures; ceux dont les ailes postérieures, généralement plus petites, sont de formes différentes, à nervation réduite, sont dits hétéroneures. Les ailes membraneuses, recouvertes d'écailles sur deux faces, présentent des formes variées. Les bords de l'aile sont assez souvent irréguliers, surtout le bord externe, qui peut présenter des ondulations, des

Source : MNHN, Paris

concavités, des dents. L'aile postérieure peut porter, au bord externe, un ou plusieurs filaments ou lobes (queues) ou *pterygia* de Kirby et Spence parfois très longs (fig. 89).

240. — Les ailes sont découpées en lanières et longuement ciliées (pinnatifides) chez les Orneodidés et la plupart des Pterophoridés (fig. 90).

Dans de nombreuses formes les ailes antérieures et postérieures, plus ou moins rétrécies, à nervation réduite, portent de longues franges de cils qui compensent dans une certaine mesure la diminution de largeur de l'aile et accroissent ainsi la surface portante (Coléoptères Ptiliides (fig. 102); Lépidoptères (Litbocolletidés et *Phyllocnistis*); Hyménoptères *(Trichogramma* [fig. 36] et *Prestwichia)*; Thysanoptères [fig. 78]).

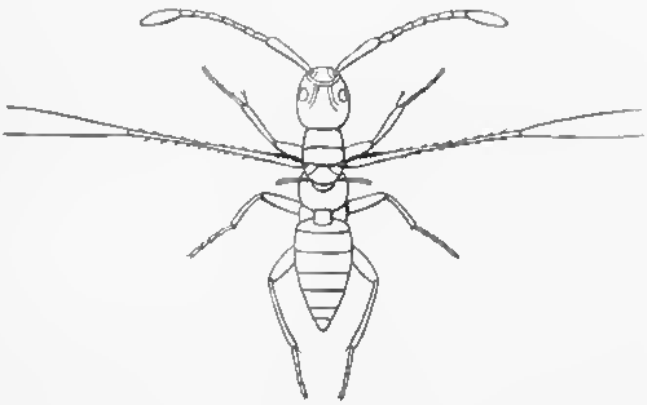

Fig. 32. — *Stenopteromymar biciliatus* Ferrière (Hyménopt.). Schématisé d'après Ch. Ferrière. Long. 0,5 mm.

241. — Chez les Strepsiptères et certains Diptères *(Amalopteryx, Ariasella)* les ailes antérieures prennent une forme laciniée qui les fait ressembler à des balanciers (fig. 6). Les appendices des Strepsiptères sont membraneux et pubescents; un épaississement costal remplace les nervures (pseudo-élytre ou pseudo-haltère [fig. 108]).

L'Hyménoptère Mymaride *Stenopteromymar biciliatus* porte des ailes très étroites, allongées, filiformes (fig. 32). Le Diptère Phoride *Franssenia hirundella* est muni d'ailes très étroites, laciniées, comparables à celles du *Stenepteryx hirundinis*.

242. — Les ailes postérieures des Coccides sont remplacées par de petits appendices repliés sur l'arête antérieure en organes d'accrochage qui s'adaptent à la partie basale et interne des ailes antérieures (fig. 40).

Chez les insectes tétraptères le système de couplage des ailes permet de les considérer comme des bipennés fonctionnels : l'aile postérieure semble être, morphologiquement et biologiquement, un prolongement de l'aile antérieure.

Les ailes métathoraciques sont encore appelées ailes supérieures, les ailes mésothoraciques sont nommées ailes inférieures.

Source : MNHN, Paris

Structures

Les ailes peuvent être minces et membraneuses ou épaisses et cornées comme les ailes antérieures des Coléoptères.

AILES MEMBRANEUSES

243. — La surface élastique de l'aile, son épaisseur et sa flexibilité diminuent du bord antérieur au bord postérieur, et de la base à l'extrémité. La résistance principale de l'organe est concentrée dans l'espace costo-radial.

L'évolution de l'aile des insectes est caractérisée par un allongement qui détermine une diminution de largeur et qui provoque la disparition de certaines nervures longitudinales.

La membrane peut être mince ou épaisse, vitreuse ou opaque, marquée ou non de plis longitudinaux ou rayonnants indépendants des nervures.

L'insecte peut être muni d'ailes membraneuses rigides et non pliantes, ou d'ailes pouvant se plier pendant le repos. Plusieurs groupes d'insectes sont munis à la fois d'ailes supérieures rigides et cornées (élytres) et d'ailes inférieures pliantes. Les Hétéroptères et quelques Homoptères portent des ailes supérieures cornées dans la partie basale, membraneuses dans la partie apicale (hémélytres); les ailes inférieures sont membraneuses.

244. — Ailes non pliantes. — Les ailes membraneuses et transparentes, minces et glabres, de même longueur ou subégales, non repliables sur elles-mêmes, se rencontrent chez les Odonates Zygoptères, les Embioptères, les Termites (insectes tétraptères); chez les Odonates Anisoptères les ailes postérieures sont plus larges que les antérieures, surtout à la base. Chez les Ephéméroptères les ailes aplaties, inégales, sont au repos relevées verticalement et appuyées l'une contre l'autre comme chez les Lépidoptères Rhopalocères (ailes conniventes).

245. — Chez les Phylloxérides et les Coccides les ailes portent un système de nervures réduit et ne se replient pas. Au repos elles sont disposées à plat sur l'abdomen. Les Odonates ne peuvent replier leurs ailes, même le long du corps. Au repos elles restent étendues dans la position de vol. Chez certains Diptères et chez les Cicadides, les ailes au repos sont inclinées de chaque côté d'une ligne médiane et disposées en toit (ailes tectiformes des insectes stégoptères).

Enfin, dans certains insectes, les ailes sont enroulées longitudinalement. Chez le Phasnoguride *Satrophyllia rugosa*, les ailes antérieures sont à l'état de repos, partiellement enroulées autour du corps, l'aile gauche recouvrant le plus souvent l'aile droite. Les ailes postérieures sont ainsi enfermées dans une sorte d'étui (**191**).

Source : MNHN, Paris

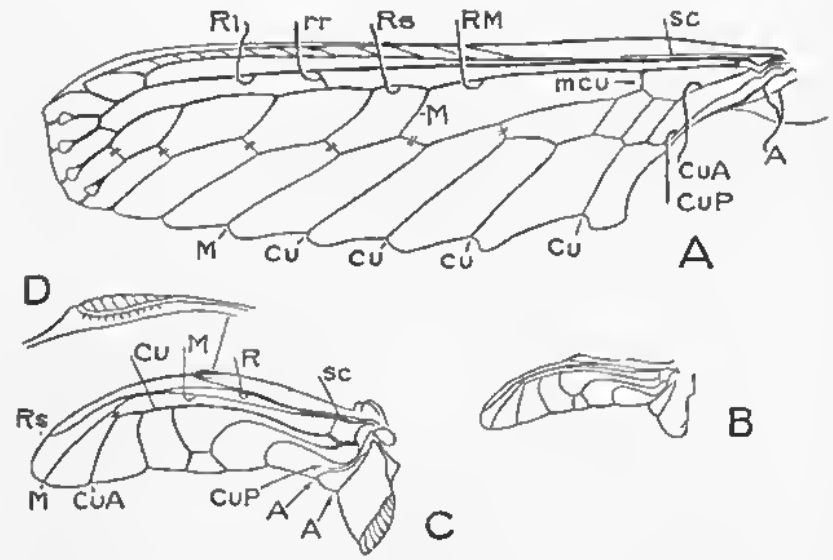

Fig. 33. — Ailes d'un Homoptère *Derbidae* du genre *Thracia*, du Congo. — *A*, *B*. Ailes antérieure et postérieure dessinées à la même échelle. Le signe = placé sur une nervure indique une transverse. *mcu*, transverse médiocubitale; *rr*, transverse du secteur radial. — *C*, Aile postérieure grossie. — *D*. Appareil d'accrochage placé sur l'épaississement costal de l'aile postérieure.

246. — Ailes inférieures pliantes. — Les ailes peuvent se replier transversalement et irrégulièrement, ou longitudinalement et régulièrement comme un éventail. Certaines se plient longitudinalement et transversalement. Celles qui se replient longitudinalement utilisent les plis intercalaires ou des formations secondaires transverses (**180** et **185**).

247. — Chez les Pléoptères et certains Homoptères (Fulgorides, Flattides) les ailes postérieures se replient longitudinalement et se placent sous les ailes antérieures plus résistantes, ordinairement plus étroites. Au repos les antérieures et les postérieures sont disposées à plat ou en toit sur l'abdomen.

248. — Les ailes inférieures des Coléoptères replient la partie distale articulée sur la partie proximale et se placent sous les élytres. La disposition des plis est variable suivant les familles; la disposition des nervures est modifiée par la nature des plis.

249. — Ailes supérieures pliantes. — Pendant le repos, les ailes antérieures des Guêpes sont pliées en long. Leur largeur ne dépasse pas alors celle de l'aile inférieure. Le pli longitudinal suit la nervure médiane et coupe les nervures transverses qui sont amincies pour permettre la pliure. Cette pliure des ailes supérieures est caractéristiques des Hyménoptères vespiformes, des Evanides *Gasteruption*, et des Chalcidiens Leucospides (fig. 26, 34 et 112). La pliure n'existe pas chez la guêpe venant d'éclore, le pli alaire s'établit après les premiers vols de l'insecte (**190**).

Source : MNHN, Paris

Ailes cornées

250. — Hémélytres. Chez les Hétéroptères l'aile antérieure, épaissie et chitinisée à la base, à partie distale membraneuse, devient un hémélytre. L'aile postérieure reste membraneuse.

Cet hémélytre *(tegmina* ou *tegmen)* montre ordinairement une zone externe proximale, la corie *(corium)*, qui correspond au remigium, et une zone interne, plus étroite, bordant le mésoscutellum, le *clavus* qui représente le champ vannal (455).

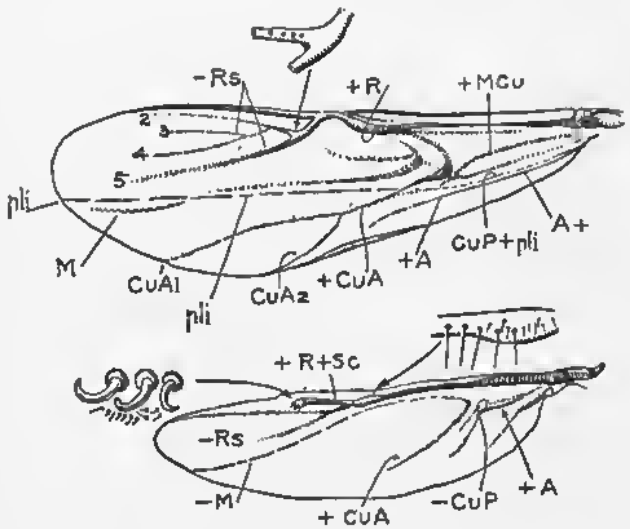

Fig. 34. — *Leucospis miniata* Klug (Hyménopt.). — Aile antérieure montrant l'emplacement du pli longitudinal et l'organe sensoriel de la base du secteur radial (Rs). — Aile postérieure avec les crochets de réunion des ailes à l'extrémité de R + Sc et les hamules sur la même nervure.

251. — A l'extrémité et au bord externe de la corie existe parfois une petite pièce triangulaire, libre, le *cuneus*, isolé du disque de l'hémélytre par la suture cunéale.

Chez les Hétéroptères de la famille des Tingidides la partie étroite de la section hémélytrale, près de l'aréa costale, forme l'aire subcostale; la région apicale interne, étroite dans les espèces à ailes courtes, forme l'aire suturale : c'est la membrane des autres Hétéroptères (fig. 70).

Distalement la membrane, plus ou moins développée, est réduite ou nulle chez les formes brachyptères.

252. — De nombreux Homoptères portent quatre ailes d'une structure membraneuse. Chez certains Cicadides, une nervure nodale transverse divise l'aile en deux parties; la base est une corie (fig. 71) plus épaisse que la membrane apicale, rappelant l'hémélytre des Hétéroptères. Chez les

Source : MNHN, Paris

formes les plus évoluées *(e. g. Lyristes plebejus)* la membrane est de même nature sur toute la surface de l'aile, la ligne nodale est remplacée par un pli haut qui épaissit les nervures qu'il traverse. Les Cercopides, les Flattides et certains Fulgorides ont des ailes antérieures épaissies, plus rigides que les postérieures et simulant parfois des élytres *(Issus)*.

253. — **Elytres.** — Chez de nombreux insectes la paire d'ailes antérieures peut se modifier pour servir d'organes de protection à la paire postérieure spécialisée pour le vol (ptérothèques, *proala coriacea haud crustacea)*. Cette évolution s'observe chez de nombreux Néoptères.

Les élytres sont aussi longs ou plus longs que les ailes, ils peuvent recouvrir entièrement l'abdomen et les ailes comme chez les Coléoptères. Ils sont caractérisés par les bords internes qui se juxtaposent sans se recouvrir. Les espèces dont les élytres sont tronqués à l'extrémité sont dites « troncatipennes ».

254. — Chez les Dermaptères l'élytre est comparable à celui des Coléoptères; c'est une lame courte, sclérifiée, comprenant une partie dorsale, le disque, et un champ latéral caréné (fig. 65).

Dans les formes primitives d'Orthoptères les élytres sont bien développés et recouvrent souvent complètement l'abdomen. Ils atteignent leur plus grande différenciation chez les Ensifères; ils portent un organe stridulant. Chez les Acrididés les élytres ou tegmen sont allongés, étroits, à bords subparallèles, très peu croisés sur la ligne médiane, et recouvrent les ailes inférieures au repos.

255. — Les Dictyoptères (Blattes) sont munis d'élytres plus ou moins coriacés, portant souvent de nombreuses nervures. Chez les Chéleutoptères les élytres sont ordinairement plus courts que les ailes.

256. — Les élytres des Coléoptères, plus ou moins fortement chitinisés, comprennent un pédoncule basal articulaire *(axis)*, une large surface dorsale, le disque, dont les bords internes peuvent être immobilisés par une suture, et une partie latérale repliée, l'épipleure.

Lorsqu'il est bien développé l'épipleure, généralement lisse, est séparé du disque par un pli saillant. Ce pli est une différenciation secondaire de l'élytre formant étui; il s'étend de la racine de l'aile à l'angle apical interne; il est homologue du bord antérieur de l'aile volante. L'angle huméral est bien accusé chez les espèces ailées, il se réduit ou disparaît chez les espèces aptères. L'umbone est une protubérance de l'angle huméral de l'élytre.

257. — Les élytres des Coléoptères portent des reliefs longitudinaux parallèles entre eux, homologues des nervures convexes et concaves de l'aile volante des autres insectes. Les nervules transversales ont disparu. Les élytres peuvent être différemment sculptés, striés, ponctués, chargés de tubercules luisants *(Trox)*, de granules disposés en séries longitudinales plus ou moins régulières *(Carabus)*.

258. — Chez les *Calosoma* et les *Carabus* les interstries impaires sont simples; les paires se divisent en trois éléments : un médian dit « secondaire », et deux latéraux dits « tertiaires ». Lorsque ces trois éléments sont semblables, la sculpture est dite « triploïde homodyname ». Les tertiaires peuvent se dédoubler pour donner une sculpture « pentaploïde », ou se

Source : MNHN, Paris

divisent en trois pour aboutir au type « heptaploïde ». En même temps la seulpture des diverses interstries se modifie et donne naissance à des formes dites « hétérodynames ».

Chez les Carabiques du genre *Omophron*, la deuxième interstrie est quadruplée, la quatrième est triplée, les sixième et huitième ne sont pas modifiées. Le même phénomène s'observe ehez les Dytiseides. Chez d'autres Carabiques les interstries sont dédoublées *(Lorocera)* ou triplées *(Calosoma)*.

259. — Dans un grand nombre de cas eette évolution suppose l'effacement des interstries tertiaires et la transformation des primaires et des secondaires en arêtes saillantes, ou provoque même leur disparition.

Convergence

260. — Les ailes des insectes sont minees et membraneuses, ou épaisses et coruées. Elles peuvent être déeolorées, vitreuses et transparentes, eouvertes de cils ou d'écailles, ou la membrane est opaque et parée de couleurs vives. Dessins et couleurs sont très variés et donnent lieu à des phénomènes de eonvergence (**44**).

La disposition des parties ombrées sur les ailes des Diptères Syrphides *Spilomyia*, *Temnostoma*, les font ressembler à des Hyménoptères Vespiformes, eomme les Coléoptères du genre *Sphecomorpha*, dont les ailes sont légèrement soulevées et les élytres tordus.

Un Lépidoptère Amatide néotropieal, le *Pseudosphex rubripalpis*, ressemble à un Hyménoptère du genre *Pepsis*.

261. — Les ailes ou les élytres affectent les formes les plus diverses. Les hords peuvent être arrondis ou découpés de diverses manières. Le Coléoptère Cureulionide *Sternuchus hamatus* déeoupe ses élytres et se dispose sur une branehe pour simuler un bourgeon.

Certains inseetes eopient le milieu ambiant et montrent des dispositions mimétiques singulières.

Parmi les Lépidoptères, des Noctuelles, des Phalènes, des Notodontides et des Sphingides, les Hétéroptères *Phloea* et les Homoptères *Flatloides*, au repos, se placent sur les éeorces dont leurs ailes imitent la eontexture. Le Coléoptère *Gastocercus* ressemble à un Lichen.

262. — Les Lépidoptères Hétéroeères Lasiocampides, *Gastropacha* et *Epicnaptera*, au repos, miment les feuilles mortes. Le papillon *Kallima* posé, les ailes fermées, appliquées l'une eontre l'autre, a l'apparenee d'une feuille; une bande sombre longitudinale limite la nervure principale et des dessins latéraux simulent des nervures secondaires (fig. 8).

263. — Les Phasmides Phyllies sont pourvus de grands élytres dont les bords médians, étroitement réunis, leur donnent l'aspeet d'une grande feuille. Les Sauterelles-feuilles *Mimetica*, *Pterochroza*, *Typophyllum* (fig. 35) offrent des exemples d'homotypie. Les élytres ressemblent à une feuille verte et fraîche, ou brune et fanée. La nervation de l'élytre simule les nervures de la feuille; le bord de l'élytre peut être plus ou moins échaneré, le tégument est orné de taches simulant des attaques de ehampignons para-

Source : MNHN, Paris

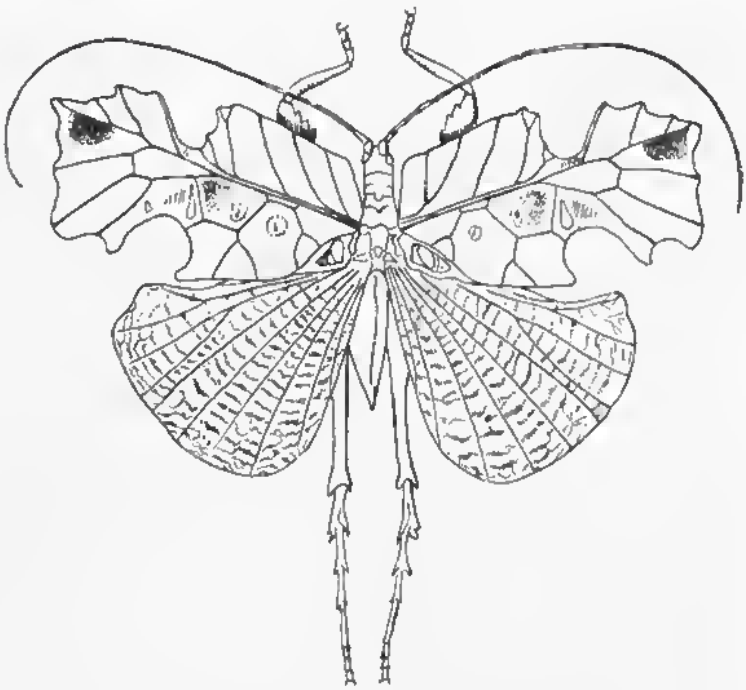

FIG. 35. — *Typophyllum Bolivari* Vignon, Orthoptère homotypique (d'après la peinture de P. Vignon).

sites, d'autres rappellent les traces de larves d'insectes mineurs du parenchyme foliaire.

264. — Chez une autre Sauterelle, la *Pycnopalpa angusticordata*, l'élytre porte deux grandes taches blanchâtres rappelant les « mines en cloque » des papillons du genre *Nepticula*. On trouve des exemples semblables d'homotypie chez les Phalènes de la famille des *Thiriididae*. Une espèce de Guyane, la *Dracenia Rusina*, porte des ailes découpées dont les bords paraissent rongés, et sur lesquelles des taches formées par des écailles disposées de diverses façons simulent un parenchyme foliaire détruit par des bactéries.

MUTILATIONS

265. — Les Hyménoptères Aphiides du genre *Myrmecobosca* qui vivent dans les nids des *Lasius* ont souvent les ailes rognées au niveau du pterostigma. D'aprés Maneval la troncature des ailes est disposée de telle façon qu'au repos elles recouvrent exactement la partie visible de l'abdomen sans le dépasser. L'irrégularité des bords de la troncature et l'absence de ciliation, la symétrie des coupures sur les quatre ailes, font penser à une mutilation provoquée. Il s'agit probablement d'un rognage effectué par

Source : MNHN, Paris

les Fourmis, opération dont on a d'autres exemples chez les Myrmécophiles. Il est peu probable que la *Myrmecobosca* puisse elle-même se couper les ailes avec ses pattes.

266. — Chez les Fulgorides et les Jassides une même espèce présente des individus macroptères et brachyptères. Dans quelques espèces de Delphacines on trouve des exemplaires dont la partie apicale des ailes semble avoir été coupée (insectes troncatipennes).

Chez les Diptères *Musca*, *Lucilia*, *Sarcophaga*, les mâles ont souvent la membrane des ailes déchirée et l'extrémité des nervures brisée. C'est la recherche active des femelles, et les luttes qui s'ensuivent, qui abîment ainsi les ailes (Patterson).

Références. — Ferrière : *Bull. Soc. ent. Suisse*, XXV, 1952, p. 41 (forme). — Jeannel : *Arch. Zool. exp. gén.*, LXIV, 1925 (élytres). — Patterson : *J. Econ. Ent.*, L, 1957, p. 104 (ailes brisées). — Vignon : *Arch. Mus. Hist. nat.* (6), V, 1931, p. 57 (forme). — Weber : *Mitt. Schweitz. ent. Ges.* Berne, XXI, 1948, p. 215 (Lépid.). — Winkel : *Arch. mikros. Anat.*, CIV, 1925, p. 409 (Lépid)..

POLYMORPHISME ALAIRE

267. — **Définition.** — Le polymorphisme peut affecter la forme de l'aile, sa grandeur, la direction et l'emplacement des nervures, la densité, la forme et la couleur du revêtement et des éléments couvrants. Il peut se manifester par la présence d'appareils sonores ou d'organes particuliers. Il atteint le mâle ou la femelle (hétérodimorphisme) ou les deux sexes (homodimorphisme). Le polymorphisme peut toucher seulement les mâles (poecilandrie) ou les femelles (poecilogynie). Le polymorphisme peut affecter l'existence de l'aile.

268. — De nombreuses espèces d'insectes présentent un polymorphisme alaire plus ou moins accentué. Les ailes peuvent se réduire ou disparaître dans l'un ou l'autre sexe. Une même espèce peut montrer des individus macroptères, brachyptères (ou syntomoptères), microptères ou aptères. Les insectes munis d'ailes raccourcies ou rétrécies sont dits « sténoptères ».

Les ailes antérieures et postérieures peuvent se réduire et disparaître en même temps, ou l'une des deux paires d'ailes est seule atteinte. Chez les Coléoptères Lymexylonides du genre *Atractocerus*, et chez les mâles des Stylopides, les ailes antérieures sont réduites à de petits appendices scalariformes ou haltériformes. Chez certains Coléoptères les ailes postérieures seules sont atrophiées.

269. — **Origine du polymorphisme alaire.** — Le polymorphisme alaire est soumis à des facteurs variés. L'apparition subite d'individus brachyptères ou aptères dans une population d'insectes macroptères — ou

Source : MNHN, Paris

inversement — l'apparition de macroptères dans une population de microptères, suppose des mutations héréditaires échappant aux actions extérieures.

L'évolution (*e.g.* mutations fortuites) peut réduire ou faire disparaître les ailes chez de nombreux insectes. La forme brachyptère est un mutant dominant chez le Psocoptère *Peripsocus parvulus* macroptère.

Fig. 36. — *Trichogramma semblidis* Sait (Hyménopt.). — A, mâle ailé parasite des œufs d'un Lépidoptère du genre *Ephestia*. — B, mâle aptère parasite des œufs d'un Mégaloptère du genre *Sialis*. Long. 0,5 mm (imité de Sait).

270. — Chez certains Orthoptères, Coléoptères, Hétéroptères, Diptères, l'espèce est dimorphe suivant la longueur des ailes. Il existe une forme microptère normale dans les deux sexes et, mélangée à la forme typique, une forme macroptère plus rare (Acrididés, Tettigoniides, Gryllides; Coléoptères *(Carabus granulatus)*; Hétéroptères *(Pyrrhocoris)*.

271. — Les Curculionides du genre *Sitona* montrent des formes macroptères et brachyptères dans des milieux générateurs et des localités variés. Il est probable que la réduction alaire observée ici est un phénomène ancien. Sa fréquence montre que, chez cette espèce, le vol n'est pas une fonction indispensable.

272. — Le polymorphisme alaire normal ou occasionnel (depuis le brachyptérisme jusqu'à l'aptérisme absolu) a été considéré comme un phénomène néoténique.

L'Hétéroptère *Didymocephalus curculio* présente, dans une même série, des macroptères, des brachyptères et des microptères ; ces derniers offrent un faciès larvaire évident.

Les Coléoptères Drilides et Lampyrides montrent des femelles aptères et des mâles ailés. La disparition des ailes peut être accompagnée d'une atrophie des élytres. Cette néoténie, qui atteint son maximum chez les femelles larviformes, s'ébauche parfois chez les mâles.

273. — Le développement corrélatif des yeux et des ailes est soumis à des gènes de mutation, comme on peut l'observer chez les Drosophiles. Cependant la séparation des gènes n'explique pas les populations polymorphes. Le développement des yeux et des ailes est probablement commandé par les hormones provenant des corpora allata — et leur réduction et leur suppression peuvent être la conséquence des réactions néoténiques affectant aussi d'autres organes (Kalmus).

Mais la plupart des insectes affectés de polymorphisme alaire ne res-

Source : MNHN, Paris

semblent pas à des larves. Leurs caractères sont ceux de l'état brachyptère ou aptère. Cet état offre tous les intermédiaires, comme on trouve toutes les formes de passage entre les macroptères et les aptères.

274. — Dimorphisme sexuel. — Les ailes des Trichoptères peuvent présenter suivant les genres des particularités propres à un seul sexe : des callosités basales chez les *Beraea ;* des plis pileux chez les mâles des *Drusus ;* des zones pileuses chez quelques mâles de *Limnophilus* (506).

Dans tous les groupes d'insectes dont les ailes sont munies d'un frein, le mâle possède généralement un frein simple, adapté à un rétinacle du type subcostal. Chez la femelle le frein est ordinairement formé par un faisceau de plusieurs soies et le rétinacle est subdorsal.

Chez les Orthoptères une partie plus ou moins grande du champ dorsal de l'élytre du mâle est transformée en organe stridulant. Chez les *Gryllus* le dimorphisme sexuel des organes du vol porte sur la nervation; certaines nervures forment un appareil sonore. Chez d'autres espèces le dimorphisme affecte la grandeur et la conformation des élytres dans l'un et l'autre sexe. Ceux des femelles sont lobiformes, ceux des mâles sont à peu près normalement développés, la région apicale seule est plus ou moins réduite.

275. — Conséquences du polymorphisme. — L'évolution atrophie les muscles, les ankylose ou provoque des modifications structurales sur les élytres des Coléoptères. Cependant M. Poisson a observé que certains insectes à ailes réduites possèdent des muscles alaires normaux, ce qui est incompatible avec la théorie du non-emploi.

On admet de nombreuses formes de polymorphisme, parmi lesquelles on peut isoler (les mots n'ont pas d'importance) le polymorphisme vrai ou polymorphisme héréditaire, et le polymorphisme œcogénique, qui renferme toutes les variations provoquées sur l'aile de l'insecte par les réactions aux influences extérieures.

Polymorphisme héréditaire

276. — Dans le polymorphisme alaire vrai, on trouvera tous les polymorphismes héréditaires, dont le polymorphisme métagénique, qui se rattache à l'alternance des générations, et le polymorphisme de juxtaposition, ou ergatogénique, qui désigne le dimorphisme des fourmis et des termites.

Le dimorphisme sexuel est la manifestation élémentaire du polymorphisme héréditaire. Il se manifeste par des caractères différents dans les deux sexes; le mâle peut être plus brillant, comme le Coléoptère *Hoplia caerulea*, qui est bleu et la femelle brune. Chez l'Odonate *Calopteryx virgo*, le mâle présente des ailes brunes, et la femelle des ailes vitreuses et décolorées. Mais c'est surtout chez les Lépidoptères que l'on observe les plus grandes différences de colorations et de dessins alaires entre les deux sexes d'une même espèce. En général le mâle est paré de couleurs plus brillantes. Chez les *Papilio* le dimorphisme affecte à la fois la forme des ailes et leur coloration.

Source : MNHN, Paris

277. — Chez beaucoup de Lépidoptères les ailes des mâles sont normales, mais celles des femelles sont plus développées ou, au contraire, subissent des réductions. Certaines espèces atrophient leurs ailes plus ou moins complètement. Le dimorphisme apparent atteint son maximum chez les femelles des Psychides, dont les ailes subissent une réduction parfois complète.

La *Lymantria dispar* présente un dimorphisme sexuel très marqué. Au contraire, chez les Hyménoptères Braconides, les caractères sexuels sont peu apparents. Ils peuvent consister dans l'épaississement des nervures, dans la présence d'un stigma aux ailes inférieures du mâle, ou dans des différences dans le nombre de cellules alaires suivant le sexe.

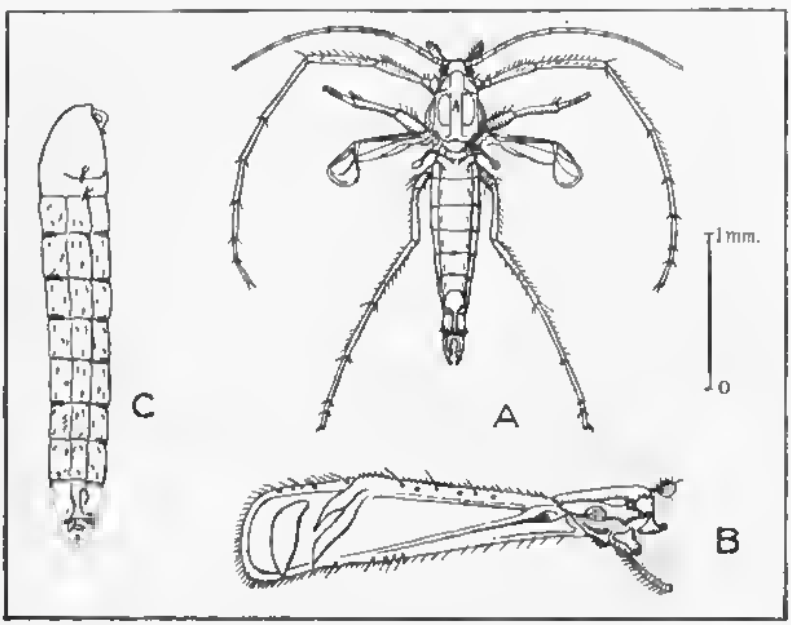

Fig. 37. — *Pontomyia pacifica* Edwards (Dipt.). — A, mâle (d'après F. W. Edwards). — B, aile rameuse. — C, femelle (d'après Tokunaga).

278. — Les ailes des femelles des *Boreus* (Mécoptères) sont transformées en écailles courtes. Celles des mâles sont très étroites, chitinisées et en forme de crochets, les postérieures sont plus réduites que les antérieures.

Le développement alaire des Dictyoptères est variable, les ailes sont souvent plus grandes chez les mâles que chez les femelles, et dans les cas extrêmes on peut observer un mâle ailé et une femelle aptère.

Les Plécoptères présentent des espèces dont les mâles sont bachyptères, d'autres dont les mâles sont pourvus d'ailes normales.

279. — Les ailes de certains Diptères peuvent disparaître dans l'un ou l'autre sexe, ou la nervation peut être différente *(Lonchoptera)*. Le Chironomide *Pontomyia pacifica* a perdu ses ailes (fig. 37).

Source : MNHN, Paris

Le dimorphisme alaire est un phénomène très répandu chez les Coléoptères. Les élytres de la femelle des *Dytiscus* sont marqués par des sillons longitudinaux qui n'existent pas chez le mâle. Les femelles des *Hydroporus* ont les élytres ponctués, ceux des *Acilius* sont garnis de soies. Dans certains genres *(Dellochilum*, de nombreux Ipides), les élytres des mâles portent des tubercules, des cavités ou des corbeilles bordées de tubercules. Les mâles des Chalcidiens *(Sycobiella* et *Sycoscapter)* ont les ailes métathoraciques remplacées par une paire de soies articulées.

280. — Polymorphisme métagénique. — Au polymorphisme héréditaire, on peut joindre le polymorphisme métagénique (**276**). Chez les Pucerons et les Phylloxeras la femelle fondatrice donne un certain nombre de générations parthénogénétiques aptères qui se terminent par une génération présexuelle. Cette génération donne des sexués ovipares. Le cycle se complique par l'apparition de femelles parthénogénétiques ailées et migratrices. Celles-ci peuvent donner des femelles sexuées et aptères et des mâles ailés.

281. — Polymorphisme ergatogénique. — Le polymorphisme de juxtaposition affecte, chez les Fourmis, les formes intermédiaires entre les femelles vraies (ou royales) et les ouvrières; ces formes sont dites ergatogynes. Leur apparition paraît dépendre des soins et de la nourriture donnés aux larves par les ouvrières. Les ouvrières des Fourmis et des Termites inhibent ou favorisent chez leurs jeunes le développement des disques imaginaux des ailes et produisent ainsi des castes aptères ou des castes ailées (**555**).

Polymorphisme œcogénique

282. — Les insectes sont hypersensibles aux influences extérieures. Oberthür a signalé près de 500 formes différentes du papillon *Arctia Caja* soumis à des influences diverses. Le polymorphisme œcogénique renferme toutes les variations alaires provoquées par des actions extérieures comme l'habitat, le milieu, la nourriture, la lumière, la température ou les saisons, l'humidité ou la sécheresse. Les variations alaires sont encore soumises aux influences provoquées par les effets de groupe et par l'isolement psychique.

Comme dans le polymorphisme héréditaire on trouve ici les cas de dimorphisme les plus variés. Le dimorphisme sexuel se complique d'un polymorphisme pœcilandrique, ou pœcilogynique suivant l'habitat. Ce dernier présente souvent chez les Lépidoptères le dimorphisme de Wallace, caractérisé par l'existence de plusieurs formes femelles pour une seule forme mâle.

283. — Polymorphisme du mâle *(Pœcilandrie).* — Le mâle du papillon *Spilosoma mendica*, de l'Europe continentale, est brun. La femelle est blanche avec quelques petites taches noires. Mais en Irlande on connaît des mâles (var. *rustica*) qui sont blancs comme les femelles.

Source : MNHN, Paris

La Nymphalide *Pseudacraea Eurytus* habite toute l'Afrique. Le mâle est polymorphe et peut être mimétique comme la femelle. Dans l'Ouest africain, la *Pseudacraea* copie une *Planema* dimorphe, le mâle est de couleur orange et noire, la femelle est blanche et noire. Dans l'Est africain, les deux sexes de la *Pseudacraea* sont identiques, gris brun avec des taches crèmes ou blanchâtres. Sur les rives du lac Victoria la *Pseudacraea* montre plusieurs formes, dont une monomorphe copie la *Planema* commune dans la région.

Le mâle de la Coccide *Tachardia lacca* est tantôt ailé, tantôt aptère.

284. — Polymorphisme de la femelle *(Pœcilogynie).* — Dans le cas le plus connu la femelle ressemble beaucoup au mâle. Chez le Coléoptère *Dytiscus marginalis* les mâles ont des élytres lisses, la femelle des élytres cannelés. Mais on rencontre dans certaines localités des femelles à élytres lisses pareils à ceux des mâles. Chez les *Cybister* on observe des femelles à élytres lisses, sillonnés ou intermédiaires (trimorphisme).

Parmi les Hétéroptères de nombreuses espèces *(Leptoterna, Phytocoris varipes,* Réduvides) présentent des variations intraspécifiques perceptibles dans la longueur des ailes : les mâles sont ailés et microptères (pœcilandrie) et les femelles toujours macroptères, brachyptères ou microptères (pœcilogynie).

285. — Suivant l'habitat de nombreux Lépidoptères sont pœcilogynes. Le *Papilio glaucus,* les *Colias* et certaines Argynnes ont deux formes de femelles. Les *Papilio Memnon* et *Polytes* présentent plusieurs sortes de femelles différentes du mâle, suivant qu'elles habitent Bornéo, Java, Sumatra, l'Inde ou Ceylan.

Certaines de ces femelles dissemblables compliquent encore le polymorphisme par un mimétisme particulier en « copiant » d'autres papillons de familles différentes. La complication est extrême chez le *Papilio Dardanus.* Cette espèce comprend plusieurs races géographiques et de nombreuses formes intermédiaires provenant de croisements entre les diverses sous-espèces. De plus, presque toutes les formes femelles sont affectées de mimétisme.

Influences

286. — Nourriture. — Des chenilles de la *Lymantria dispar* provenant du chêne, nourries avec des feuilles de noyer, donnent des papillons qui présentent des modifications dans la couleur des ailes.

Le Diptère *Rhagoletis pomonella,* parasite d'une aubépine, a passé sur le pommier; inversement l'Homoptère *Psylla Mali* peut vivre sur le poirier et sur l'aubépine. Ces deux insectes donnent des races de grandeur différente, dont les ailes sont plus développées suivant la plante nourricière. Chez d'autres insectes le changement de régime peut déterminer l'atrophie des ailes — ou les formes macroptères apparaissent brusquement si les conditions de vie sont défavorables, par exemple pour les Thysanoptères soumis au jeûne. Dans ces cas les variations alaires ne sont pas déterminées génétiquement.

Source : MNHN, Paris

287. — Température. — Son action est importante. Il y a une action dominante du froid pour les insectes à stade imaginal hivernal.

La Vanesse *Aglais Urticae*, soumise à une basse température (0 + 5°), donne une variété à ailes sombres. Une température élevée donne une variété rouge vif. Les femelles du Lépidoptère aquatique *Acentropus niveus* sont macroptères, brachyptères ou microptères. Le plus ou moins grand développement des ailes paraît lié à la température de l'eau pendant les stades larvaire et nymphal. Chez le Lépidoptère *Chrysiridia* de Madagascar, c'est un froid intense, rapide et progressif qui détermine l'apparition des caractères alaires aberrants les plus accentués (Catala).

288. — En Amérique septentrionale, les femelles du Trichoptère *Trentonius distinctus* sont microptères pendant les mois d'hiver. Les macroptères ne se rencontrent qu'en été. Il n'y a pas de formes brachyptères.

Avec les Braconides du genre *Sycosoter* le nombre des formes ailées croît avec la température. Les aptères sont plus nombreux en automne et au printemps. L'Hétéroptère *Pyrrhocoris apterus*, constamment aptère dans les régions tempérées ou froides, présente exceptionnellement des macroptères dans les régions chaudes. Certaines Drosophiles réduisent leurs ailes à une température normale et les allongent lorsque la température s'élève.

Au contraire, les *Gryllus campestris*, normalement brachyptères, soumis à une température supérieure à la normale, donnent des imagos microptères (Cousin). Le Psocoptère *Psyllipsocus* ne développe pas les formes macroptères au-dessus de 22°C (Badonnel).

289. — Dimorphisme saisonnier et hygrophilie. — Le dimorphisme saisonnier peut s'observer facilement sur la Nymphalide *Araschnia Levana* qui présente une forme de printemps dont les ailes fauves sont tachées de noir *(Levana)*, et une forme d'été d'un brun noir à taches blanches *(prorsa)*. On trouve encore des intermédiaires entre *Levana* et *prorsa*.

Beaucoup de Lépidoptères exotiques montrent un dimorphisme saisonnier. Des espèces africaines, de grande taille et de couleurs vives pendant la saison des pluies, donnent de petits papillons pâles, sans dessins, pendant la saison sèche. La Nymphalide *Precis Octavia*, de l'Afrique australe, est rougeâtre avec une étroite bande brune pendant la saison sèche *(natalensis)*, elle devient entièrement brun bleuâtre avec une bande rouge vif pendant la saison humide *(Sesamus)*.

Les chenilles de la *Lymantria dispar* élevées en milieu sec donnent la forme *disparoïdes* caractéristique des dunes arides et sèches.

290. — Effets de groupe. — Le criquet *(Locusta migratoria)*, dans sa période sédentaire et solitaire (phase *danica*), est muni d'ailes et d'élytres raccourcis et d'une musculature peu importante. Quand la population locuste devient très dense (phase grégaire migratrice) les ailes s'allongent et montrent des dessins orange et noir.

Les groupements de chenilles de Bombyx cul-brun *Euproctis phaeorrhaea* donnent des papillons beaucoup plus grands que les individus isolés.

Source : MNHN, Paris

291. — Le Psocoptère *Psyllipsocus Ramburi*, exclusivement parthénogénétique, présente trois formes femelles : macroptère, brachyptère et microptère. Ces différentes forme sont soumises aux conditions de milieu : température et groupement. L'isolement donne des microptères. Au-dessus de 25° l'élevage de larves groupées ne donne que des microptères (Badonnel).

292. — Isolement — Chez divers Hétéroptères aquatiques la mutation, qui porte sur la longueur des ailes (macroptères et brachyptères), détermine un isolement sexuel particulier.

Brachyptérisme et microptérisme

293. — Ce sont des états intermédiaires qui affectent l'insecte qui n'est ni macroptère, ni aptère. L'aile raccourcie (brachyptère) présente tous les caractères d'une aile normalement développée, mais la nervation peut se modifier, certains caractères s'exagèrent ou se réduisent, suivant l'influence de l'évolution et les conditions extérieures. L'aile très réduite est dite microptère.

Les différentes espèces de Curculionides du genre *Sitona* offrent des individus pourvus d'ailes également développées, mais dont la forme est différente. Les arrêts de développement affectent à la fois les élytres et les ailes. Certains Hyménoptères parasites montrent des individus brachyptères dont les ailes antérieures et postérieures ont subi une réduction parallèle, et on observe également, chez les Lépidoptères et les Coléoptères, une réduction semblable.

294. — L'Hyménoptère Cynipide *Biorhiza aptera* a des femelles polymorphes montrant tous les degrés de réduction alaire, depuis les ailes dépassant l'abdomen, jusqu'à l'aptérisme complet.

Il semble que, chez le Grillon champêtre, le brachyptérisme soit provoqué par un arrêt de développement au cours du neuvième stade larvaire; à ce moment les ébauches alaires perdraient une partie de leur pouvoir de croissance.

295. — **Brachyptérisme et nervation.** — Chez les Coléoptères l'atrophie de l'aile affecte inégalement la partie distale et la partie proximale (fig. 38). Chez les Erotylides du genre *Apterodastus* la base de l'aile n'est pas modifiée et la région apicale est complètement effacée; l'aile réduite est déformée et ne présente pas l'image diminuée d'une aile normale. Les nervures ont disparu et sont remplacées par des aires faiblement chitinisées. Au contraire, chez les Cérambycides microptères comme les *Dorcadion*, la réduction s'est opérée régulièrement par le pourtour de l'aile. L'aile réduite demeure fonctionnelle.

Dans les formes primitives les nervures, qui formaient un réseau plus ou moins serré, disparaissent progressivement. Les nervures transverses se réduisent d'abord (Adéphages) [fig. 104] puis disparaissent peu à peu (Staphylinides) [fig. 103] comme les nervures longitudinales. Les Corylo-

Source : MNHN, Paris

phides ne conservent que la nervure costale épaissie et une fine anale. Chez les *Sitona* le brachyptérisme affecte la nervation, dont la disposition n'est pas en rapport avec la taille des ailes. Certaines ailes réduites ont une nervation fortement marquée pouvant être moins distincte dans les ailes plus grandes.

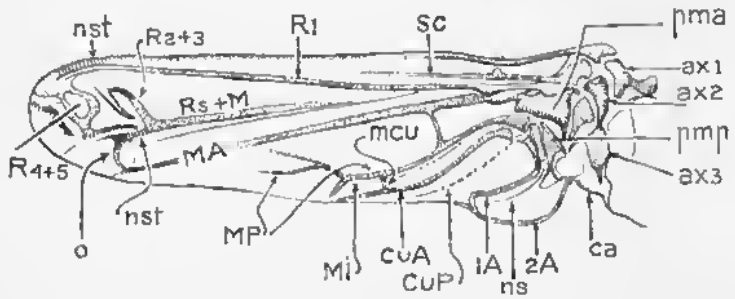

FIG. 38. — *Carabus granulatus* (Coléopt.). Aile réduite. L'*oblongum O* a disparu. — *ax 1, 2, 3*, sclérites axillaires; *ca*, cordon axillaire; *mcu*, transverse médio-cubitale; M1, médiane inférieure (M5); *ns*, nervure séparatrice; *nst*, nervures stridulantes *(pars stridens)*; *o*, *oblongum*; *pma*, plaque médiane antérieure; *pmp*, plaque médiane postérieure (comparer avec la fig. 104).

Chez les Diptères brachyptères les ailes sont ordinairement pourvues de nervures épaissies. Cet épaississement entraîne celui de la membrane et souvent également l'augmentation de la densité des macrotriches. Chez ces insectes la réduction alaire peut provoquer la disparition des nervures.

296. — Réversibilité des caractères. — On peut voir apparaître dans un groupement d'espèces brachyptères des formes à ailes normalement développées. Les facteurs favorisant cette réapparition ne sont pas connus, mais on soupçonne qu'ils doivent être en rapport avec certaines conditions d'évolution larvaire, ou les variations alaires sont soumises à des causes héréditaires.

Ce retour à l'état primitif ne peut se produire que chez les espèces dont la réduction alaire n'est pas trop prononcée. Karny a montré que ces formes macroptères ont une nervation plus simple, mais différente de la nervation normale.

Cappe de Baillon suppose que les macroptères qui proviennent d'une espèce normalement brachyptère peuvent se rapporter à des cas d'intersexualité marquant une évolution irrégulière des caractères primaires du sexe. MM. Poisson et Sellier croient à une modification de l'équilibre endocrinien au cours de la vie larvaire. La transplantation du cerveau de larves âgées à des larves plus jeunes du *Gryllus campestris* a provoqué chez cette espèce normalement brachyptère l'apparition de formes macroptères.

297. — M.-J. Guibé a observé que le Diptère *Apterina pedestris* présente normalement des ailes réduites à l'état de moignons. Mais il peut apparaître, dans la descendance, des individus porteurs d'ailes plus longues que l'abdomen. Le macroptérisme héréditaire serait dominé par le microptérisme. Les muscles du vol, atrophiés chez les individus microptères, sont bien déve-

Source : MNHN, Paris

loppés chez les macroptères. Le développement ou l'atrophie des ailes et de la musculature des organes du vol constituent des phénomènes parallèles.

298. — Rareté des formes aptères. — Le brachyptérisme et l'aptérisme affectent les femelles dans de nombreux ordres, les mâles paraissent moins souvent atteints.

Chez les Plécoptères l'aptérisme total est rare, tandis que chez les Chéleutoptères les formes aptères sont au moins aussi nombreuses que les macroptères. Chez les Orthoptères le brachyptérisme et même l'aptérisme sont fréquents et s'observent dans toutes les familles.

Le développement des organes du vol est variable chez les Forficules et de nombreuses espèces sont aptères ou subaptères. Les Hyménoptères Vespoïdes ne présentent jamais d'individus brachyptères ou aptères.

299. — L'aptérisme et le brachyptérisme sont fréquents chez les Thysanoptères : le mâle peut être aptère, la femelle ailée — ou le mâle est brachyptère et la femelle macroptère. Certaines espèces coexistent sous la forme aptère ou brachyptère et sous la forme ailée, chaque sexe présentant les deux formes — ou seulement l'un des deux sexes (mâle ou femelle) est macroptère ou brachyptère. Certaines espèces sont normalement brachyptères dans les deux sexes.

Au contraire le brachyptérisme et l'aptérisme sont rares chez les Diptères; les Cyclorrhaphes sont ceux qui présentent les cas les plus nombreux. Ils sont rares chez les Brachycères Orthorrhaphes, peu répandus chez les Nématocères. Le nombre des Diptères à ailes réduites n'atteint pas 0,7 % des espèces actuellement connues.

Aptérisme

300. — Si les insectes aptères (ou aptilotes) n'ont jamais eu d'ailes, beaucoup d'insectes ailés (ou ptilotes) les ont perdues. L'aptérisme secondaire peut être l'attribution de la femelle, de certaines générations d'Aphidides ou de Cynipides — ou de quelques individus dans une espèce donnée (allotropie microptère chez les Hétéroptères, les Homoptères et les neutres des Formicides).

L'aptérisme peut être provoqué chez des espèces ailées par les conditions de milieu supprimant l'usage du vol : action du vent sur les espèces insulaires, isolement des espèces de haute montagne, des régions steppiques ou subdésertiques, ou par un habitat favorable à des formes déjà brachyptères ou aptères qui s'y rassemblent (92). L'aptérisme affecte la majorité des espèces terricoles (Hyménoptères Ichneumonides, Chalcidides, Mutillides et Aptérogynides) dont les femelles pénètrent dans le sol à la recherche des proies. L'aptérisme total est rare.

301. — Chez les Hétéroptères l'aptérisme présente souvent le caractère d'un arrêt de développement somatique (néoténie), certains caractères larvaires qui affectent la tête, les antennes ou les yeux étant conservés chez l'animal sexué.

Source : MNHN, Paris

L'aptérisme affecte les femelles du papillon *Hybernia defoliaria*, de la plupart des Embioptères (Embiides), de certains Hyménoptères (*e.g.* Mutillides). Chez les Coléoptères l'aptérisme limité aux femelles n'entraîne aucune modification de l'aspect extérieur (Ptiliides, Corylophides, *Aphodius liguricus*), ou il détermine l'atrophie des élytres *(Pachypus)*.

Au contraire ce sont les mâles qui ont perdu leurs ailes chez les Chalcidides du genre *Blastophaga* et les Fourmis du genre *Anergates*.

302. — Les mâles de quelques Homoptères Coccides présentent des formes ailées et des formes aptères. La *Tachardia lacca* serait affectée d'une génération alternante de ces deux types de mâles.

Contrairement à ce que l'on observe chez les Curculionides du genre *Sitona*, l'aptérisme et la réduction des appendices qui, chez certaines espèces, sont limités aux femelles, représentent un phénomène qui peut se placer à côté de la néoténie et de la pédogenèse. Ce rapprochement permet de supposer que le développement des produits génitaux femelles, plus important que celui des sécrétions mâles, domine l'ontogenèse de ce sexe. Chez le mâle, la maturité sexuelle accompagne la maturité organique générale. Chez la femelle la maturité sexuelle est plus indépendante. Les cas de métathélie seraient plus fréquents chez les femelles déséquilibrées par les phénomènes sexuels.

En résumé l'aptérisme est dû à l'influence du milieu (*e.g.* Hyménoptères terricoles) ou c'est un caractère héréditaire spécial aux femelles, quelque soit leur genre de vie.

303. — **Conséquences de l'aptérisme.** — La réduction alaire et l'aptérisme peuvent être accompagnés de modifications morphologiques diverses. Elles se manifestent par la réduction des yeux ou des ocelles; par la diminution du nombre des articles des appendices céphaliques (palpes et antennes); par des changements de coloration. La sculpture du thorax peut s'effacer (*e.g.* Mutillides) par régression de certaines glandes tégumentaires. Le métathorax se réduit par suite de l'atrophie des muscles du vol.

304. — L'évolution de l'appareil métatergal fixateur des élytres des Bathysciines, son développement chez les *Pholeuonidius*, sont peut-être en rapport avec la perte du pouvoir de vol (fig. 12). Les élytres des Coléoptères aptères sont immobiles. Leur coaptation s'effectue par un assemblage en queue d'aronde disposé de manière à ce que les deux élytres réunis ne puissent se séparer. L'atrophie des élytres, beaucoup plus rare que celle des ailes, s'observe cependant chez les femelles des *Pachypus*, de divers Malacodermes et chez les Staphylinides endogés du genre *Leptotyphlus*.

305. — Les modifications alaires s'accompagnent souvent d'une réduction parallèle des muscles du vol à action indirecte; donc réduction du thorax, particulièrement du mésonotum, diminution de la gibbosité thoracique, physogastrie et hypertrophie des segments génitaux. La réduction du mésonotum entraîne la simplification des pièces du thorax, comme la fusion du scutum et du scutellum, et la réduction du pronotum. Cependant, chez les Formicides dits ptérergates, qui portent des ailes vestigiales la forme du thorax n'est pas modifiée.

Source : MNHN, Paris

306. — Aptérisme traumatique. — Les ailes sont caduques chez les Fourmis, les Termites et les Blattes *(Salganea* et *Panesthia)* (Denis). Les femelles des Fourmis perdent leurs ailes peu après la fécondation. L'aile s'ampute près de la base, le long d'une ligne transverse préexistante. Plusieurs fourmis peuvent aider à l'amputation. La ligne de rupture alaire facilite la chute des ailes chez les Termites (**195**).

Les ailes des Zoraptères tombent après l'apparition de la maturité sexuelle sans que les autres membres de la colonie participent à leur chute. La rupture se produit à la base des nervures.

307. — Les Diptères Hippoboscides du genre *Lipoptena* ont également des ailes caduques qui tombent après le vol nuptial, à la fin de l'été. C'est un dimorphisme saisonnier. On ignore si la chute est spontanée ou provoquée par l'insecte. Lorsqu'elles sont fixées sur un hôte, les femelles des *Carnus*, ectoparasites ornithophiles, perdent leurs ailes et leur abdomen se dilate considérablement. Les *Ascodipteron*, parasites des Chauves-souris, se comportent de la même manière.

Certaines espèces de Thysanoptères, normalement macroptères, peuvent perdre leurs ailes. On ne sait rien sur les circonstances de cette amputation.

Polymorphisme parasitaire

308. — Les parasites peuvent provoquer chez leurs hôtes l'aptérisme ou le brachyptérisme, ou des modifications plus ou moins étendues dans le parcours des nervures.

Les chenilles du *Bombyx mori*, qui hébergent des sporozoaires du genre *Glugea*, donnent des papillons atteints de malformation ou d'une atrophie marquée des ailes (Portier).

Les Strepsiptères ou les Diptères Pipunculides, qui parasitent les Homoptères Cicadelles, provoquent la réduction alaire ou des malformations dans le parcours des nervures. Chez les Formicides parasités par un Nématode du genre *Mermis*, on observe un racornissement des ailes (**556**).

Dans certains cas, au contraire, c'est l'hôte qui détermine l'aptérisme chez les parasites. L'atrophie alaire que l'on observe chez la *Trichogramma Cacoeciae*, parasite de la Tortricide *Cacoecia rosana*, résulte d'un défaut de nutrition provoqué par le froid ou le parasitisme accentué (Ferrière et Geier).

Références. — Aubert : *Rev. suisse Zool.*, LII, 1945, p. 395 (micropt. des Plécoptères). — Badonnel : *Bull. Soc. zool.* France, LXXIII, 1948, p. 80 (Psocopt.). — Bemmelen : *Proc. Acad. Sc.* Amsterdam, XXIII, 1922, p. 877 (dessins mimétiques des ailes des Lépid.). — Bezzi : *Natura*, Milano, VII, 1916, p. 85 (Dipt.). — Catala : *Arch. Mus. Hist. nat.*, (6), XVII, 1940 (variations expérim.). — Chopard : Le Mimétisme, Paris (Payot), 1919.— Cousin : *Bull. biol. Fr. et Belg.*, LXXII, 1938, p. 79 et LXXXII, 1948, p. 331 et *Mém. Acad. Sc.*, LXIV, 1940 (hérédité, *Gryllus*). — Cuénot : Évolution biologique, Paris (Masson), 1951. — Darlington : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXIX, 1936, p. 136 (Coléopt.). — Ferrière et Geier : *Bull.*

Source : MNHN, Paris

Soc. ent. Suisse, XXIX, 1956, p. 397 (parasit. Hyménopt.). — GUIBÉ : *Bull. biol. Fr. et Belg.*, XXVI, suppl. 1939 (Dipt.), et LXXIV, 1940, p. 177 (relat. œil-aile). — HARNLY : *J. Exp. Zool.*, Phil., LVI, 1930, p. 363 (effets de la température sur les Drosophiles). — HEIKERTINGER : Das Rätsel der Mimikry une seine Lösung, Iéna (Fischer), 1954. — JACKSON : *Trans. R. Soc.* Edinburg, LV, 1928, p. 665 (Coléopt.). — KALMUS : *Proc. ent. Soc. Lond.*, (A), XX, 1945, p. 84 (vol et vision). — KARNY : *Zool. Jarhb.*, Iéna, XXXIII, 1912, p. 27 (Orthopt.). — KUSNEZOV : *Rev. russe Entom.*, XXIII, 1929, p. 11 (micropt.). — LARSEN : *Acta Univ.* Lund., XXVII, 1931, p. 30 et XLV, 1949, p. 82 (Hétéropt.). — MARCHAL : *Ann. Epiphyties*, 2 (4), 1936, p. 448 (Hyménopt.). — OERTEL : *Zs. Morph. Oekol. Tiere*, 1, 1924, p. 38 (Coléopt.). — PATTERSON : *J. Econ. Ent.*, L, 1957, p. 104 (apt. traumatique). — POISSON : *Rev. Sc.*, LXXXIV, 1946, p. 605 (apt.). — PORTIER : Biologie des Lépidoptères, Paris (Lechevalier), 1949. — REHN : *Ent. News*, Philad., XLIII, 1932, p. 201 (apt. et subapt. des Blattes). — SELLIER : *Ann. Sc. Nat.*, XVI, 1954, p. 595 (Gryllides). — WESTWOOD : *Trans. Linn. Soc.*, (2), 1, 1878, p. 583 (microhyménopt.). — YASUMATSU : *Rev. fr. ent.*, XVIII, 1951, p. 171 (ailes tronquées).

COAPTATIONS ALAIRES

309. — La coaptation est un ajustement réciproque de deux parties indépendantes d'un organisme animal. Elle peut intéresser les ailes antérieures et postérieures. Elle comprend les dispositifs de couplage des ailes. Elle concerne aussi les ailes d'une même paire, les antérieures, par exemple, et la fixation des ailes sur une partie du corps.

De nombreux insectes ne présentent qu'une sorte de coaptation, d'autres en présentent plusieurs.

Chez les Hétéroptères on peut observer quatre sortes de coaptations. A l'état de repos les hémélytres sont unis au corps par une coaptation scutellaire. Il y a encore une coaptation du bord externe des hémélytres avec le thorax et une coaptation des hémélytres entre eux. Pendant le vol l'aile postérieure s'accroche à l'hémélytre correspondant.

Les coaptations peuvent s'effectuer par juxtaposition, par assemblage ou par engrenage. Elles sont ordinairement temporaires. Les coaptations définitives affectent par exemple les Coléoptères dont les élytres paraissent soudés entre eux (**304**).

COUPLAGES DES AILES ANTÉRIEURES ET POSTÉRIEURES

310. — Chez les Ptérygotes primitifs, les deux paires d'ailes sont mobiles indépendamment, comme on peut l'observer chez les Ephémères et les Odonatoptères. Chez les Néoptères la concordance des mouvements

Source : MNHN, Paris

est une acquisition liée à l'apparition d'un appareil d'accrochage des ailes antérieures et postérieures. Les études de Tillyard montrent que, chez les formes dont les ailes sont velues, les macrotriches marginaux se localisent pour former un appareil d'accrochage.

311. — L'appareil le plus simple d'accrochement alaire est formé par une aréa ou par un lobe saillant portant une soie sur la marge postérieure de l'aile antérieure, et un organe similaire sur la marge costale de l'aile postérieure.

Dans l'aile antérieure l'aire saillante sur la marge postérieure qui se trouve en contact avec l'aile postérieure est le lobe jugal, armé d'une série de soies jugales. Sur l'aile postérieure l'aire de contact avec l'aile antérieure représente le lobe huméral et les soies qui en proviennent forment le *frenulum* (soies frénulaires).

L'appareil d'accrochage le plus simple peut être observé chez certains Mécoptères. Chez les *Taeniochorista* le lobe jugal et les soies ne sont pas modifiés. Il y a un petit lobe huméral défini, mais le frenulum est réduit à deux fortes soies.

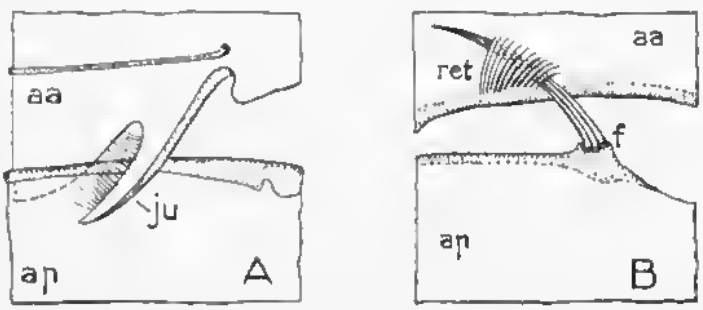

Fig. 39. — Fragments d'ailes montrant la disposition de coupiage chez les Lépidoptères. — A, *Hepialus*. — B, *Plusia*. — *aa*, aile antérieure; *ap*, aile postérieure; *f*, frein; *ju*, *jugum* (joug); *ret*, rétinacle.

312. — **Lépidoptères.** — *Joug.* — Chez les Hépiales le joug, le lobe jugal ou *jugum* de l'aile antérieure passe sous l'aile postérieure. La plus grande partie de la marge interne de l'aile antérieure recouvre l'aile postérieure, l'adhérence est ainsi réalisée (fig. 39 A).

313. — *Frein.* — La majorité des Lépidoptères couplent leurs ailes au moyen du frein *(frenulum)*. L'aile postérieure est maintenue en place par une sorte de crochet ou rétinacle de l'aile antérieure. Le frein peut être une simple soie chez le mâle. Il est formé d'un faisceau de plusieurs soies chez les femelles où le frein est dit « multiple ». Le rétinacle, simple chez les mâles, est formé de poils ou d'écailles chez les femelles. Le rétinacle des Pyrales est semblable dans les deux sexes.

La coaptation alaire des Microptérygides est assurée à la fois par un joug et par un frein. Le joug est un lobe saillant du bord interne de l'aile antérieure, le frein est formé par un groupe de soies (fig. 39 B).

Source : MNHN, Paris

314. — *Couplage amplexiforme.* — L'adhérence des ailes est réalisée par la région costale de l'aile postérieure qui présente un lobe huméral élargi, généralement soutenu par une ou plusieurs nervures humérales. Ce lobe, placé sous l'aile antérieure, augmente la surface de contact des deux ailes pendant le vol (fig. 71 et 89).

Le dispositif amplexiforme s'observe chez les Rhopalocères.

315. — **Autres insectes.** — Le frein peut être comparé aux appareils de couplage des ailes de certains Hétéroptères ou Homoptères, et de nombreux Hyménoptères. L'union des ailes antérieures et postérieures est assurée par des crochets, des gouttières, des plis ou des épaississements particuliers.

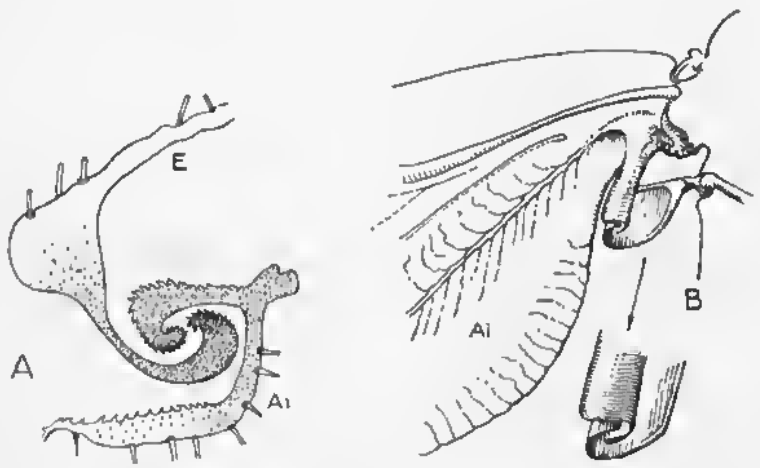

Fig. 40. — A, *Tomaspis furcata* Germar (Homopt.). Coupe transversale de l'appareil d'accrochage de l'élytre (*E*) avec l'aile *Ai* (schématisé d'après J. Corset et très réduit). — B, *Monophlebus* sp. mâle (Homopt., Coccide). Accrochage du pseudo-balancier avec la base de l'aile (*Ai*).

Le bord costal de l'aile postérieure des Homoptères présente un repli linguiforme qui reçoit le bord postérieur replié de l'aile antérieure. Des crochets peuvent s'adapter à des replis ou à des gouttières, à des épaississements ou à des enroulements simultanés des deux ailes. Le crochet est unique et simple chez certaines *Psylla*, il est double chez les Phylloxérides; les Aphidides en portent une série. Les mâles des Coccides accrochent la base de l'aile antérieure au bord antérieur du pseudo-balancier qui remplace les ailes postérieures transformées en crochet. L'appareil de contention est formé par l'épaississement et le repliement des bords antagonistes (fig. 40). Chez quelques espèces de Ricaniides, comme la *Ricanoptera decorata*, la coaptation en gouttière est doublée d'un couplage amplexiforme.

316. — Chez les Hétéroptères (e.g. *Picromerus*), le mode d'acerochage est inverse de celui des Homoptères. Une dépression en forme de gouttière est creusée sur les bords internes de l'hémélytre. Cette gouttière s'adapte

Source : MNHN, Paris

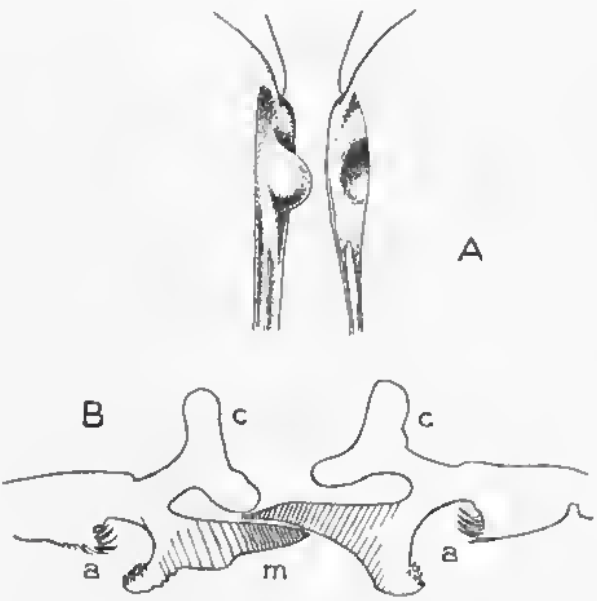

Fig. 41. — Couplage des ailes antérieures entre elles. — A, *Sternocera sternicornis* L. (Coléopt.). Région antérieure du bord costal des élytres montrant sur l'élytre gauche le bouton qui s'adapte à la cavité située sur l'élytre droit. — B, *Notonecta glauca* L. (Hétéropt.). Coupe transversale du bord interne des hémélytres montrant l'appareil d'accrochage des hémélytres entre eux. — *a*, appareil d'accrochage des ailes; *c*, extrémité postérieure du *clavus* ; *m*, région antérieure de la membrane hémélytrale. (Schématisé d'après J. Corset.)

au bord antérieur de l'aile. La cohésion est assurée par un éperon ou un crochet *(hame)*, ou par des denticules. La *Phymata crassipes* présente deux appareils de contention, le premier est une pince placée à l'extrémité des nervures anales hémélytrales; l'aile postérieure porte à la base un bouton qui s'adapte à un repli de l'élytre (fig. 68).

L'union des ailes des Hyménoptères est assurée par des crochets ou hamules mobiles, disposés en série, insérés sur le bord costal des ailes postérieures. Au moment du vol ils accrochent un repli du bord postérieur des ailes antérieures (fig. 26).

Coaptations des ailes antérieures entre elles

317. — Les coaptations précédentes concernent les ailes antérieures et postérieures. D'autres coaptations peuvent unir entre elles les ailes d'une même paire, ordinairement les antérieures. Les ailes fortement chitinisées peuvent être réunies par leur bord interne ou sutural (suture élytrale).

Cette coaptation unit partiellement les hémélytres des Hétéroptères Cryptocérates (Notonectes, Naucores, Corises et Bélostomes). Elle réunit complètement les élytres des Forficules et des Coléoptères.

318. — Chez les Dermaptères les élytres présentent à la face inférieure, près du bord interne, une crête épineuse longitudinale, formée par plusieurs rangées d'épines variables suivant les espèces. Ces épines s'accrochent dans les peignes métathoraciques et immobilisent l'élytre dans sa position de repos (fig. 65).

Chez les Coléoptères les bords internes du disque élytral s'accolent l'un à l'autre par la suture. Les bords des deux élytres s'adaptent par engrenage.

Source : MNHN, Paris

Chez les espèces aptères, les replis de fixation des élytres se déforment et ne se séparent plus. Chez la *Sternocera longicornis* le bord interne de l'élytre gauche est muni d'un bouton saillant et résistant qui pénètre horizontalement dans une cavité de l'élytre droit (fig. 41).

Autres coaptations

319. — Coaptation des ailes avec un appendice somatique. — Le bord externe des élytres des Coléoptères Haliplides est en coaptation avec les hanches métathoraciques. Chez les Gyrinides l'articulation fémorotibiale est logée dans une cavité creusée sur la face externe de l'épipleure des élytres.

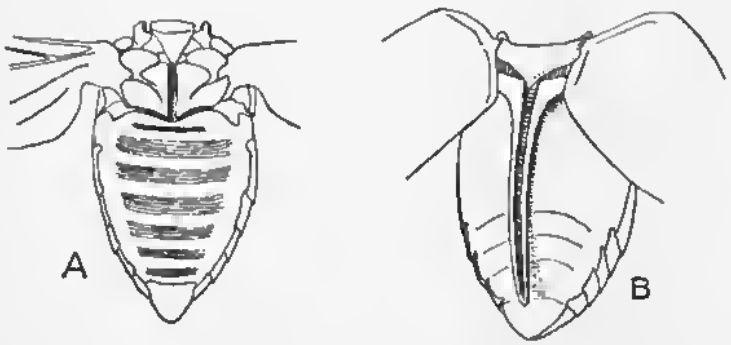

Fig. 42. — Coaptation des ailes avec le thorax. — A, Face tergale du ptérothorax et de l'abdomen du *Colops chrysomeloides* Panzer (Coléopt.). — B, Arrière-corps du *Pholeuonidius Pinkeri* Jeannel (Coléopt.). Les élytres écartés montrent la longue apophyse métatergale servant à maintenir la cohésion des élytres. (Schématisé d'après Jeannel.)

320. — Coaptation des ailes avec le thorax. — La *Phasgonura viridissima* présente de chaque côté du mésonotum un sclérite allongé qui peut recevoir une pièce basale de l'élytre. Ce sclérite s'oppose à l'extension involontaire de l'élytre. Chez les Hétéroptères (Notonectes et Naucores) c'est le bord externe de l'hémélytre qui s'ajuste avec le thorax. Le Coléoptère *Staphylinus olens* présente sur la face interne de l'élytre, près du bord sutural, une apophyse vésiculaire qui peut s'insérer dans une cavité antagoniste creusée dans le bord antérieur du mésonotum. Au contraire, le bord externe de l'élytre du Coléoptère *Macrolister major* peut recevoir et emboîter le bord externe de l'épisternite métathoracique. Chez les Bathysciinés privés d'ailes, l'alinotum s'est développé en une longue apophyse cannelée qui sert d'appareil de fixation des élytres (fig. 42). Chez les Catopides l'appareil est moins développé.

321. — La coaptation métathoracique est formée par une gouttière longitudinale creusée sur la partie médiane du mésonotum dans laquelle pénètrent les bords suturaux des élytres. Ce type, réduit chez les Forficules, est bien développé chez les Coléoptères. Le côté interne de la base des élytres

Source : MNHN, Paris

peut être reçu dans une rainure latérale creusée sur la face inférieure du scutellum — ou l'élytre peut être fixé contre l'épisternite métathoracique et le scutellum (Cicindélides).

Chez les Homoptères (Cercopides et Cicadides) le bord interne de l'élytre forme un hourrelet qui pénètre à frottement dur dans une gouttière scutellaire.

322. — Coaptation du bord externe des élytres sur l'abdomen. — Les bords latéraux de l'abdomen reçoivent l'épipleure élytral ou sont reçus dans une dépression de l'élytre *(Dorcus)*. On sait que, chez les Diptères Stéhlides du genre *Nycteribosca*, les ailes enroulées l'une dans l'autre sont logées au repos dans une gouttière creusée sur la face dorsale de l'abdomen.

323. — Coaptation des ailes postérieures avec l'abdomen. — Cette disposition particulière, dont la fonction est inconnue, peut être observée chez les Odonates Anisoptères. Le *tornus* de l'aile chez les mâles s'adapte à des protubérances épineuses placées de chaque côté du deuxième segment abdominal (**232**, fig. 31).

Références. — Braun : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XVII, 1924, p. 231; id., XXI, 1928, p. 463 (frenulum). — Corset ; *Bull. biol. Fr. et Belg.*, suppl. XIII, 1931 (gener.). — Jeannel : Révision des *Bathysciinae*, *Arch. Zool. exp.*, (5), VII, 1911, p. 60 (cohésion des élytres). — Marshall : *Trans. Wisc. Ac. Sc. Madison*, XX, 1921, p. 199 (frenulum de la *Galleria*). — Ossiannilsson : *Opusc. entom.*, XV, 1950, p. 127 (coupl. des ailes des Auchenorrhynques). — Philpott : *Rep. Austr. Ass. Adv. Sc.*, XVI, 1921, p. 114 et *Trans. ent. Soc. Lond.*, 1925, p. 331 (frenulum). — Poisson : *C.R. Soc. Biol.*, LXXXVI, 1922, p. 1061 (Hémipt.). — Pruffer : *Trav. Soc. Sc.* Vilno, *Cl. Sc. Math. Nat.*, V, 1929, p. 20 (innerv. du frenulum Lépid.). — Rabaud : *Bull. biol. Fr. et Belg.*, LXII, 1933, *p.* 31 (hamules). — Richards, *Proc. ent. Soc.* London, A, XXIV, 1949, p. 75 (hamules des Hym.). — Tillyard : *Proc. linn. Soc. N.S.W.*, XLIII, 1918, p. 286 (couplage). — Wahnecke : *Arb. morph. taxon. Ent.*, X, 1943, p. 153 (frein).

BALANCIERS

324. — Définition. — Les balanciers ou haltères sont des appendices très mobiles dépendant des pleurotergites du métathorax. Ils sont insérés au-dessous du scutum, entre l'épisternum et l'épimère, dans le même rapport de position que l'aile antérieure. Les balanciers proviennent de la transformation du faisceau des nervures des ailes postérieures dont ils sont homologues. Ils naissent de la même manière que l'aile, par une expansion du noyau central de l'histoblaste.

Source : MNHN, Paris

Cette homologie a été démontrée expérimentalement et elle a été observée sur des spécimens trouvés dans la nature. On sait qu'une mutation particulière de Drosophiles donne des individus dont les balanciers sont remplacés par des ailes réduites portant une nervation reconnaissable. Inversement une autre mutation provoque l'apparition d'organes semblables à des balanciers, à la place des ailes antérieures. Cette mutation peut s'observer dans la nature chez les Diptères Termitoxéniides et chez les Empidides du genre *Ariasella*. Le Phoride termitophile brésilien *Typhlophorina psociformis* remplace les ailes et les balanciers par des moignons alaires à nervation réduite munis d'organes sensoriels (fig. 43).

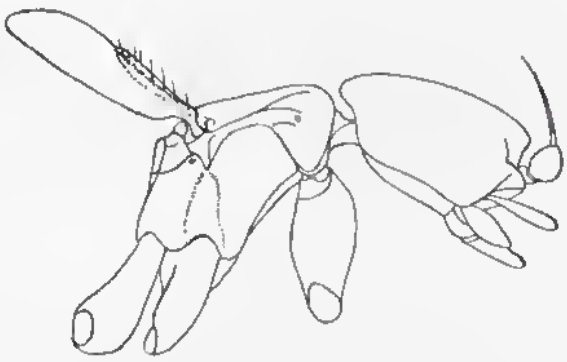

FIG. 43. — *Typhlophorina psociformis* Silv. (Dipt.). Tête (les yeux ont disparu), thorax et hanches. Moignons alaires. Les balanciers ont disparu. (Schématisé d'après Silvestri.)

325. — Les balanciers n'existent que chez les Diptères. Les organes appelés « balanciers » chez les mâles des Coccides, chez les Strepsiptères, sont des rudiments alaires, souvent doués de fonctions sensorielles, qui n'ont rien de commun avec celles qui caractérisent les balanciers.

Un balancier est formé par une partie basale dilatée ou scabellum, qui supporte un pédicelle terminé en massue (fig. 44). Le scabellum s'articule librement avec le métathorax au moyen de sclérites axillaires comparables à ceux de l'aile antérieure. Il est actionné par les muscles provenant de son bord proximal. Le balancier de la Calliphore est pourvu d'un muscle moteur dépresseur aussi bien qu'élévateur (Schneider). Les balanciers sont ainsi rendus très mobiles et susceptibles de vibrations plus ou moins étendues et rapides.

326. — **Organes sensoriels des balanciers.** — C'est dans le scabellum que sont logés les principaux organes sensoriels des balanciers. Chez les Calliphores ils consistent en trois groupes d'organes chordotonaux recouverts d'un tégument mince, et en trois saillies cuticulaires ciselées contenant des appareils plus complexes : les deux organes scapaux (scolopophores, « écaille » de Lowne) et les organes basaux (coupole de Lowne) ou corpuscules campaniformes groupés pour former l'organe de Hicks (fig. 44). La cavité du balancier, comme celle de la ptérothèque d'un insecte quelconque, contient du sang, des filets nerveux, et un rameau trachéen.

Chez les Diptères le nerf qui commande les balanciers est le plus important du thorax. La majeure partie des fibres de ce nerf ne s'arrêtent pas au ganglion métathoracique, mais le traversent, ainsi que la masse ganglionnaire thoracique antérieure, pour se mettre en rapport avec les ganglions cérébroïdes (67).

Source : MNHN, Paris

327. — Les balanciers sont généralement considérés comme des organes équilibrants, stimulants et régulateurs du tonus des pattes. Plus ou moins développés chez les formes aptères, ils persistent toujours sous forme d'un organe sensoriel. Fraenkel et Pringle, puis Nageotte, considèrent le balancier comme un appareil gyroscopique maintenant l'équilibre de l'insecte pendant le vol.

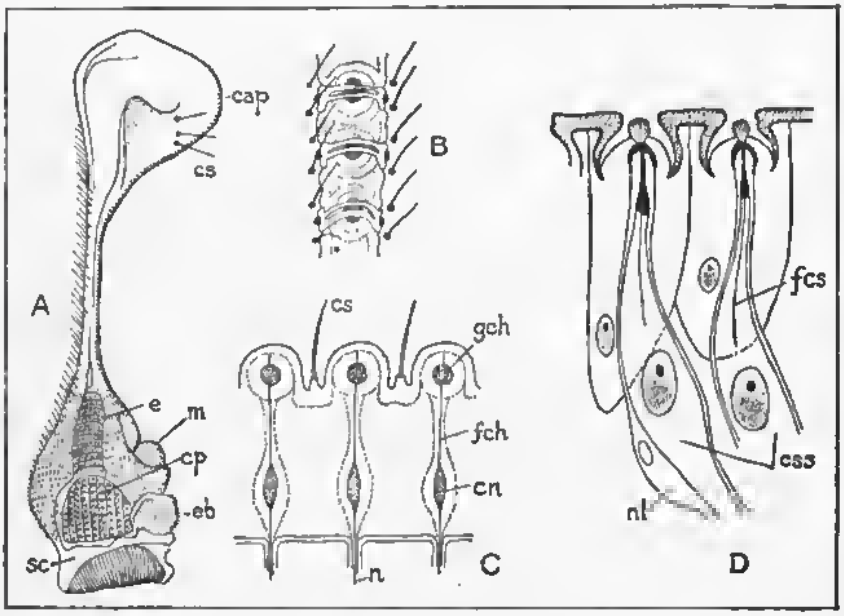

FIG. 44. — Balancier de la mouche bleue (*Calliphora erythrocephala* Meigen) (Diptère). — A, Ensemble de l'organe. — B, Détail de l'écaille basale. — C, Coupe longitudinale de la coupole (part. d'après Lowne). — D, Papilles campaniformes ou de Hicks (d'après Demoll selon Pflugstaedt, 1912). — *cap*, capitule; *cn*, cellule nerveuse; *cp*, coupole; *cs*, cils sensoriels; *css*, cellules sensorielles; *e*, écaille supérieure; *eb*, écaille basale; *fch*, filament chordotonal; *fcs*, filament du clou scolopal; *gch*, globule chordotonal; *m*, membrane chordotonale; *n*, nerf; *nl*, neurilemme; *sc*, *scabellum* (part. d'après Lowne).

328. — Chez les Homoptères Phylloxérides un organe statique est situé à la base de chaque aile antérieure, entre le prothorax et le mésothorax : c'est une petite vésicule renfermant un corps central ou statolithe en relation avec des connexions nerveuses (Stauffacher).

Références. — ASTAUROFF : *Arch. Entw. Mech. Org.*, CXV, 1929, p. 424 (bal.). — BARBIERI : 7e Congrès ent., Berlin, II, 1939, p. 628 (bal. Dipt.). — BINET : *C. R. Soc. Biol.*, IV, XLIV, 1892 (nerf des bal.). — BOLLESLEE : *Rec. Zool. suisse*, II, 1885, p. 361 (balanc.). — FRAENKEL : *Proc. zool. Soc. Lond.*, A, CIX, p. 69 (bal.). — GOURBAU : *Ann. Soc. ent. Fr.*, (2), 1, 1843, p. 299 (bal.). — JOUSSET DE BELLESME : Recherches sur les balanciers, Paris, 1878. — MELIN : *Uppsala, Univ. Arsskr.*, IV, 1941, p. 62

Source : MNHN, Paris

(balanc. bibl. import.). — NAGEOTTE : *Arch. zool. exp. gen.*, LXXXIfI, 1944, p. 99 (gyr.). — PFLUGSTAEDT : *Z. wiss. Zool.*, C, 1912, p. 59 (bal.).— PRINGLE : Insect Flight, Camb., 1957, p. 86 (bal. et bibl. import.). — SCHNEIDER : *Z. verg. Physiol.*, XXXV, 1953, p. 416 (bal.). — SILVESTRI : *Acta pont. Acad. Sc.*, X, 1947, p. 281 (bal.). — STAUFFACHER : *Zs. wiss. Zool.*, LXXXIf, 1905 (org. stat. du Phylloxera). — ULRICH : *Zs. Morph. Oekol. Tiere*, Berlin, XVII, 1930, p. 552 (Strepsipt.). — WEINLAND : *Zs. wiss. Zool.*, LI, 1890, p. 55 (balanc.).

ORGANES ALAIRES PARTICULIERS

Organes sensoriels

329. — Les ailes portent des organes sensoriels plus ou moins nombreux et importants. Leur nombre et leur disposition ont une grande importance dans les rapports avec le développement alaire et avec la fréquence des battements pendant le vol.

Les organes sensoriels sont de trois types différents :

— Soies sensitives (poils et écailles);
— Organes campaniformes;
— Organes scolopidiaux.

330. — **I. Soies sensitives.** — Les soies plus ou moins developpées, ou macrotriches, insérées sur des cupules, sont ordinairement placées sur les nervures. Elles présentent à leur base une cellule ou un groupe de cellules sensorielles. Leur fonction exacte n'est pas connue.

Chez les Mécoptères on trouve des poils sensitifs répartis sur les nervures et la membrane alaire; de grandes soies articulées à la base sont réparties sur toute la longueur des nervures.

331. — *Cils terminaux.* — Les ailes des Lépidoptères portent des cils localisés sur les bords; leur cuticule présente souvent près de l'extrémité une région amincie ou perforée. Leur base est en relation avec un groupe de cellules sensorielles.

Chez les Thysanoptères de grandes soies articulées sont insérées sur les bords des ailes (fig. 78). Elles sont en relation avec un filet nerveux et il est probable qu'elles ont une fonction sensorielle en dehors de leur action propre pendant le vol.

332. — *Écailles sensitives.* — Chez les Trichoptères et les Diptères porteurs d'écailles, il existe probablement des écailles sensitives comparables à celles que l'on observe chez les Lépidoptères. Les écailles sensitives de ces derniers sont longuement fuselées, aplaties et effilées à l'extrémité, ou piliformes; leur base est en contact avec une cellule nerveuse. Elles sont surtout localisées à la face inférieure des ailes.

Source : MNHN, Paris

333. — II. Organes campaniformes. — Les sensilles campaniformes, ordinairement disposées par groupes, peuvent être répartis sur toute la surface alaire. On les trouve plus fréquemment sur les nervures, principalement dans leur partie basale. Le nombre des organes campaniformes est en corrélation avec le rang phylogénique des espèces, avec leur taille, la fonction motrice des ailes, etc. Ils existent dans les deux sexes, et dans la majorité des cas ne paraissent pas influencés par le dimorphisme sexuel.

Certains de ces organes peuvent être tactiles. Ils seraient sensibles aux variations atmosphériques.

Chez les Mécoptères les cupules sensitives sont réunies en groupes : deux pour la nervure sous-costale, deux pour la radiale; ou elles sont isolées et réparties çà et là, le long des nervures.

334. — Les Coléoptères du genre *Dytiscus* montrent trois groupes d'organes à la base de la face supérieure de l'aile volante (deux de ceux-ci sont subcostaux et composés de 300 à 100 organes). Un petit groupe costal, formé de 30 organes environ, est situé à la base de la costale et de la sous-costale, sur la face inférieure de l'aile. En dehors de ces groupes basaux on peut observer des groupes d'organes isolés à la face supérieure, sur la nervure médiane, sur une des nervures anales et sur le pterostigma. La face inférieure de l'aile montre des organes sériés sur la radiale, d'autres sont dispersés à l'apex de la sous-costale. Ces organes ont été observés chez les *Cerambyx*, les *Leptura* et les *Melolontha*.

Chez les Coléoptères à ailes normales il y a un certain rapport entre le nombre des organes et la taille de l'insecte. Les *Orthosoma* en portent près de mille, tandis que les *Coxellus* n'en présentent que 130. Le *Carabus nemoralis*, dont les ailes sont réduites, n'en possède qu'un très petit nombre. On ne connaît pas, chez les Coléoptères, la relation entre le nombre des battements alaires et celui des organes campaniformes.

335. — A la base de chaque aile, chez les Lépidoptères, on trouve trois groupes de ces organes : deux à la face supérieure et basale de la radiale, ou sur la partie pédonculaire de la radiale et de son secteur; le troisième groupe (costal) est placé à la face inférieure et basale de la sous-costale.

Le groupe proximal situé à la face supérieure de l'aile postérieure, qui peut comprendre plusieurs centaines d'organes chez les Hétéroceres, est beaucoup plus important que le groupe placé à la face inférieure sur la même aile, et qui est formé seulement de 1-18 organes. Chez les Hépiales, les *Sphinx*, les *Dicranura*, les groupes subcostaux sont souvent plus importants que chez les Rhopalocères.

336. — Un petit groupe d'organes campaniformes se trouve également placé sur l'aile antérieure, à la face supérieure et basale des nervures anales. Sur le même côté, les nervures du groupe costal sont munies de grands organes plus serrés à la base de l'aile. Les ailes postérieures, plus réduites, portent un plus petit nombre d'organes que les ailes antérieures. Leur répartition est liée à la fréquence des battements pendant le vol.

337. — Chez les Diptères les organes campaniformes sont réunis en groupes répartis à la base de l'aile. Un groupe important est situé à la base

Source : MNHN, Paris

des nervures radiale et sous-costale, dans la région antérieure. D'autres organes sont isolés sur toute la face supérieure. Si l'aile subit une réduction, le nombre des organes diminue — ou les groupes d'organes sont réduits. Chez les Muscides, le nombre plus ou moins élevé des battements alaires détermine l'importance des organes ptéraux basalaires.

338. — L'aile antérieure des Hyménoptères est munie de trois groupes d'organes campaniformes beaucoup plus importants que ceux des ailes postérieures. La face supérieure de l'aile porte un groupe de 170 organes à la base du rameau commun radiale-médiane. La face inférieure est munie de deux groupes d'organes situés sous la plaque précostale : le proximal, chez les Abeilles et les Guêpes, comprend environ 300 organes, chez les Fourmis environ 70.

Sur l'aile postérieure un seul groupe est situé sur les deux faces de l'aile, à la base de la sous-costale. En dehors de ces groupes il existe des organes campaniformes près du pterostigma et sur plusieurs nervures de l'aréa costale. Les groupes d'organes sensoriels de la face inférieure de l'aile sont plus développés chez les Hyménoptères que chez les Coléoptères et les Lépidoptères.

339. — Comme dans les autres ordres d'insectes, la taille du sujet, la fréquence des battements d'ailes, la position phylogénétique, sont en rapport avec le nombre des organes campaniformes. Tandis qu'une ouvrière d'Abeille présente plus de 500 organes placés sur la base de l'aile antérieure, une femelle de *Formica obscuriventris* n'en présente que 160 environ dans la même région.

340. — **III. Organes scolopidiaux.** — Les uns sont situés dans la région basale des ailes, d'autres sont associés à un appareil particulier et forment un organe tympanal permettant la perception des ultra-sons.

Les organes tympanaux des Lépidoptères peuvent être placés à la base des ailes antérieures. Il ne paraît pas y en avoir plus d'une paire et ils ne sont présents que dans quelques familles. Celui des Nymphalides est placé à la base de la cubitale des ailes antérieures (Vogel).

Le tympan, superficiel, se trouve sur la face inférieure de l'aile. Il est tendu sur un cadre sclérifié formé par la base de la nervure cubitale. Les *scoloparia*, innervés par des ramifications du nerf alaire, partent de la paroi supérieure de l'aile, traversent la cavité de la cubitale et aboutissent au tympan.

341. — Les cavités physoneuriques formées par la dilatation des nervures de l'aile antérieure des Satyrines sont en communication avec les organes tympaniques. Il y a peut-être un rapport sensoriel entre les sacs aériens, mais l'organe tympanal existe aussi chez les espèces dont les nervures alaires ne sont pas renflées.

Les Mécoptères portent quatre organes chordotonaux internes localisés à la base de l'aile. Ils semblent indépendants des nervures. Les Névroptères, Osmyles et Chrysopes, dont le vol est faible, présentent six organes chordotonaux à la base des ailes antérieures et postérieures. Les Diptères en portent deux sur la radiale et la cubitale. Les Odonates et les Guêpes ont un seul organe chordotonal à la base de chaque aile.

Source : MNHN, Paris

LES ORGANES SENSORIELS ET LA BRACHYPTÉRIE

342. — Les vésicules sensorielles de la base de l'aile des Coléoptères du genre *Sitona* ne sont pas affectées par la réduction alaire, mais les cils sensoriels peuvent être réunis en touffes.

Chez les Diptères brachycères les sensilles alaires ne sont pas modifiées. La diminution de surface de l'aile influe sur le nombre des organes sensoriels. Ils sont moins nombreux sur une aile réduite. Les organes dispersés sur le champ discal disparaissent les premiers, ceux de la base de l'aile les derniers.

Références. — BAUS : *Z. morph. Oekol. Tiere*, XXXII, 1936, p. 1. — EGGERS : *Verh. D. Zool. Gesell.*, XXVIII, 1923, p. 12. — GRASSÉ : Traité de Zoologie, t. X et XI. — HEITMAN : *Zool. Jahrb., Anat.*, LIX, 1943, p. 135 (org. tymp. Lép.). — HOFFMEYER : *Ent. Medd.*, Copenh., XVIII, 1932, p. 58. — KNETSCH : *Arch. Naturg.*, VIII, 1939, p. 1 (org. tymp.). — LE CERF : *Enc. ent.*, B, III, 1926, p. 133 (Lépid.). — MELIN : *Zool. Bidr.*, Uppsala, XX, 1941 (Hym.). — PORTIER : Biol. Lépidopt., Paris (Lechevalier), 1949. — PRUFFER : *Trav. Soc. Sc.* Vilno, *Math. Nat.*, III, 1927, p. 84. — VOGEL : *Zs. wiss. Zool.*, XCVIII, 1911, p. 68 et C, 1912, p. 210 (Lépid.). — WEBER : Biol. der Hemipteren, Berlin, 1920, et Lehrb. der Entom., 1933. — ZACWILICHOWSKI : *Bull. int. Acad.* Cracovie, 1931-1935 (org. sens.).

GLANDES ALAIRES

ORGANES ODORIFIQUES

343. — Les ailes des Lépidoptères, surtout celles des Rhopalocères, qui, au repos, se relèvent et s'appliquent l'une contre l'autre, portent souvent des organes androconiaux.

Les groupes d'écailles particulières forment des taches androconiales sur la face dorsale des ailes des Arctiides, de certaines Lycaenides et de nombreuses Nymphalides. Chez l'Hespéride *Augiades comma*, l'organe peut être caché dans un pli de l'aile et protégé ou non par des écailles. Chez la Nymphalide *Dryas Paphia*, la face dorsale de l'aile antérieure porte plusieurs taches androconiales allongées, dont l'une présente un appareil protecteur. Les androconies, dressées perpendiculairement, sont placées entre deux groupes d'écailles disposées en toit. Pendant le vol la position des écailles se modifie et dégage une ouverture qui permet le fonctionnement de l'organe.

344. — D'autres types d'organes odorifiques plus ou moins modifiés, voisins du précédent, se rencontrent chez les *Danaus Chrysippus* et *plexippus*,

Source : MNHN, Paris

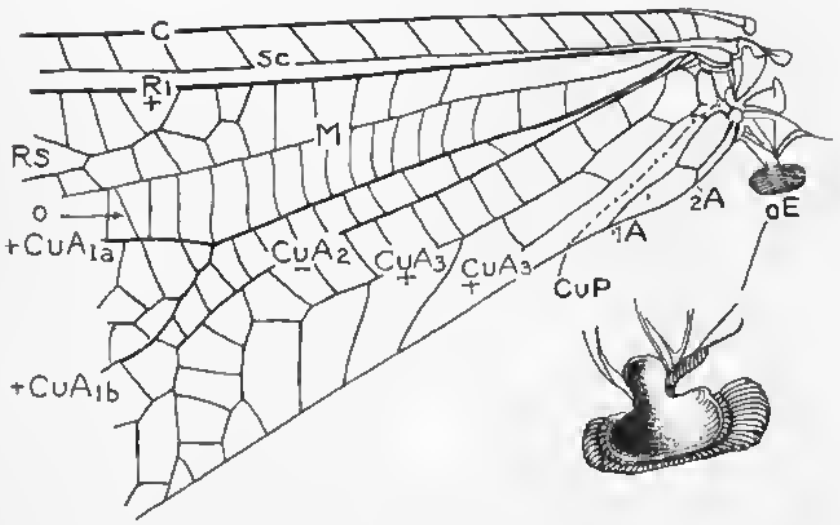

FIG. 45. — Base de l'aile postérieure gauche d'un Planipenne Myrméléonide, le *Palpares pardaloïdes* v. d. W., montrant l'organe de Eltringham *(oE)* vu de dessus. En bas, grossie, face inférieure de l'organe. — *o*, emplacement de la nervure oblique.

dont l'appareil émetteur se trouve à l'intérieur d'une cavité formée par un lobe saillant de la surface alaire près de la nervure cubitale. Chez les Pyrales, l'organe se trouve sur une saillie de la marge alaire; chez diverses Hespérides et Tortricides, il est situé dans un repli costal sur les ailes antérieures.

Les appareils à émission indirecte sont placés sur la face inférieure de l'aile antérieure, et sur la face supérieure de l'aile postérieure.

Chez les Ptérophorides, dont les ailes sont profondément divisées, la cubitale des ailes postérieures est munie sur la face inférieure d'une double rangée d'écailles odorifiques de couleur foncée (fig. 90).

345. — Les Névroptères Myrméléonidés présentent à la base de l'aile, au bord postérieur, un renflement pédonculé (organe de Eltringham). Ce renflement, muni d'une brosse de poils serrés et de petites glandes unicellulaires, est considéré comme un appareil odoriférant (fig. 45).

Les ailes de certains Diptères Psychodides présentent des organes qui ont été assimilés à ceux des Lépidoptères. Près de la base de l'aile, la membrane vésiculaire porte des groupes de soies et d'écailles différenciées protégées par une prolifération squamale. Les nervures peuvent modifier leurs parcours pour loger ces organes, ou elles-mêmes peuvent être renflées, dilatées ou munies d'appareils « androconiaux ».

GLANDES

346. — Glandes élytrales. — Chez les Coléoptères Chrysomélides et Coccinellides, la face inférieure des élytres présente, dans la région épi-

Source : MNHN, Paris

pleurale, près du bord interne et sutural, et dans la région apicale, des séries de pores plus ou moins marqués, et plus ou moins régulièrement disposés, dont les ouvertures correspondent à ce que Tower nomme les glandes élytrales.

347. — Glandes cérifères. — Les ailes de certains Homoptères (Fulgorides, Flattides) montrent des glandes qui s'ouvrent à l'extérieur par des pores disposés en groupes. Ils permettent l'émission d'une substance qui se solidifie à l'air et qui prend une consistance cireuse. Ces pores paraissent accompagner les sensilles réparties sur les nervures. Ils sont placés irrégulièrement sur les nervures longitudinales, surtout antérieures, parfois sur la membrane (fig. 74).

Références. — Barth : *Zs. wiss. Zool., Leipzig*, CL, 1937, p. 1. — Bourgogne ap. Grassé : Traité de Zool., 1951, p. 211 (odor.). — Bugnion : *Bull. Soc. Vaud. Sc. nat.* (5), XLIII, 1907, p. 549 (glandes cirières). — Eltringham : *Trans. ent. Soc. Lond.*, LXXIV, 1926, p. 267 (odor.). — Hafez et El Ziady : *Bull. Soc. ent.* Égypte, XIV, 36, 1952, p. 263 (gl. Coléopt.). — Hall : *Entom.*, London, XVI, 1889, p. 280 (odor.). — Portier : Biol., Lépidopt., Paris (Lechevalier), 1949, p. 443 (Lépid.). — Tower : *Zool. Jahrb. Anat.*, XVII, 1903, p. 517 (Coléopt.).

PRODUCTION DU SON

348. — Le bruissement, le bourdonnement des Mouches et des Abeilles, le grillotement des Grillons, la stridulation des Sauterelles, le piaulement des Moustiques sont produits par les ailes de ces insectes. Ces bruits doivent leur origine, soit à la vibration d'une membrane tendue sur une tige et provoquant la réaction de l'air ambiant, soit à des organes spéciaux dont certains sont encore inconnus.

Chaque espèce, ou même chaque individu d'une espèce donnée, Moustique, Abeille ou Guêpe, émet un bourdonnement particulier. La qualité du son augmente ou diminue suivant les circonstances, température, humidité, frayeur, attaque, pariade, etc.

349. — Il y a également des vibrations alaires très rapides, imperceptibles pour l'oreille humaine, qui émettent des sons, ultra-sons, infrasons, qui sont transmis et perçus par les insectes. On sait que l'Abeille butinant une fleur émet des ultra-sons qui attirent d'autres individus. Il est également connu qu'un essaim d'Abeilles émet des ultra-sons pour guider les ouvrières à la recherche de la ruche. L'origine de ces vibrations imperceptibles, probablement alaire, n'a pas encore été localisée avec précision.

350. — Vibration. — Le son aigu est produit par la vibration rapide de l'aile lorsque la fréquence des battements est très élevée. Le son n'est

Source : MNHN, Paris

pas renforcé par un organe particulier. Le son produit par l'aile vibrante peut se comparer à celui qui est donné par un diapason ou par la vibration d'une verge métallique solidement fixée à une extrémité. La verge peut être comparée à la nervure costale de l'aile. Cette nervure entraîne une membrane qui peut être sonore.

Suivant son épaisseur et son élasticité la surface de la membrane peut se diviser en zones vibrantes. Ces zones peuvent être longitudinales si elles suivent la direction du mouvement, et transversales si elles s'effectuent perpendiculairement au sens de propagation des ondes.

Le son le plus aigu est produit par les vibrations rapides des ailes des Diptères Cératopogons. Le son grave est produit par les vibrations plus lentes des ailes de la Mouche bleue.

351. — Bourdonnement. — Le son émis par l'insecte peut être produit par le passage rapide de l'air dans les trachées thoraciques, où il provoque la vibration de membranes tubulaires. Chez les Volucelles ou les Mouches bleues le bourdonnement, très intense pendant le vol au soleil, peut s'observer également chez l'insecte immobile. L'action des ailes n'est pas en cause. Le bourdonnement stigmatique peut être réduit chez certaines espèces d'Hyménoptères habitués à surprendre leurs proies; il est au contraire plus ou moins intense chez ceux qui butinent des fleurs. On observe ici un phénomène adaptatif lié au développement de la surface alaire chez les premiers, et à une diminution de cette même surface chez les seconds. La fréquence des battements compenserait la réduction de la surface portante. Par exemple les Lépidoptères de la famille des Sésies compensent la réduction de la surface de leurs ailes (dont la forme se rapproche de celle des Hyménoptères) par un accroissement plus ou moins important du nombre des battements dans le vol.

Ces phénomènes entraînent un mimétisme physiologique du vol que l'on peut comparer utilement au mimétisme du bourdonnement.

Organes sonores

352. — Définition. — Diverses dispositions ou organes alaires peuvent produire le son. L'aile peut former un organe sonore ou, au contraire, la production du son est provoquée par l'action d'une partie quelconque du corps sur l'aile.

L'appareil stridulant est formé de deux parties pouvant se mettre en contact :

1. une aire chitineuse finement denticulée ou striée, râpe, aire stridulante (*pars stridens*, strigile),

2. une saillie chitineuse en arête ou formée de denticules disposés en série linéaire, grattoir, peigne ou archet *(plectrum)*.

La pars stridens peut se déplacer rapidement en frottant contre le plectrum immobile, ou c'est le *plectrum* qui agit sur une *pars stridens* immobile (Poisson).

Source : MNHN, Paris

Les organes stridulants des Lépidoptères et de certains Orthoptères sont souvent des caractères sexuels secondaires propres au sexe mâle. Au contraire les organes sonores se trouvent chez les deux sexes de nombreux Coléoptères.

353. — Action des ailes sur le thorax. — Plusieurs espèces de Nymphalides américaines du genre *Ageronia* produisent en volant un cliquetis caractéristique. Le mouvement des ailes provoque le frottement d'une ampoule membraneuse placée à la base des ailes antérieures, contre des apophyses chitineuses thoraciques.

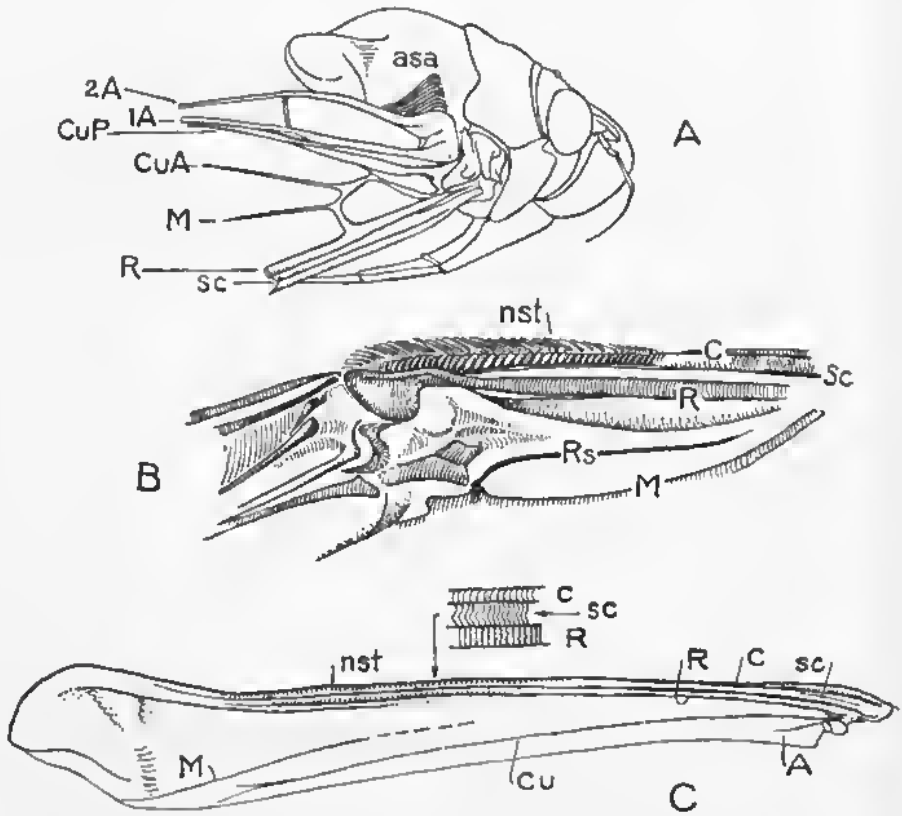

Fig. 46. — Organes stridulants. — A, *Tettigades cinnabarina* Berg. (Homopt. Cicadide). Profil de la partie antérieure du corps montrant l'appareil stridulant accessoire *(asa)*. stries gravées sur la partie latérale du ptérothorax. — B, *Phanaeus Mimas* L. (Coléopt. Scarab.). Nervure stridulante *(nst)*, nervure costale marquée de stries profondes. — C, *Proculus* (Coléopt. Passalide). Aile gauche montrant la nervure stridulante costale *(nst.)*

D'après Pérez, puis Shipley et Wilson, le producteur du son, chez l'Anophèle, serait un appareil stridulant situé à la base de l'aile. Cet appareil très complexe serait formé par une série d'encoches gravées à la base infé-

Source : MNHN, Paris

rieure de la costale ou du tronc basal radio-médian. Le mouvement alaire provoquerait le frottement des deux nervures ou leur friction sur un apodème ptéropleural.

Chez les Cicadides Tettigadines les deux sexes portent un appareil stridulant accessoire formé par le lobe anal des ailes antérieures pourvu d'une arête chitineuse striée qui vient frotter contre les lobes latéraux du mésonotum marqués de plusieurs rides profondes (fig. 46).

354. — Action d'une patte contre une aile. — Les mâles de plusieurs espèces de Dioptides et Lépidoptères Noctuelles portent sur la face inférieure de l'aile antérieure ou postérieure un espace privé d'écailles et fortement strié transversalement (tambour). Le frottement des pattes contre cette membrane striée produit une vibration.

L'appareil stridulant de la Noctuelle *Pemphigostola synemonistis* est formé par un profond repli de l'aile antérieure, entre la nervure costale et le bord inférieur de la cellule à la base. La membrane alaire est striée transversalement. L'archet est donné par l'extrémité du tibia et des tarses intermédiaires dont la face externe est striée.

355. — Les Acrididés provoquent la stridulation en frottant les fémurs postérieurs contre les élytres. Les petits tubercules fémoraux râclent la nervure et produisent le son, qui est amplifié par certains champs élytraux plus ou moins élargis. Les nervures attaquées sont la radiale et la médiane plus ou moins serrulées.

Les Hétéroptères Pyrrhocorides du genre *Arhaphe* portent un appareil stridulatoire comparable à celui des Acridiens. Une crête marginale de l'hémélytre (strigile) est attaquée par un plectrum mobile formé par une plage denticulée placée sur la face interne des fémurs postérieurs (Lattin).

Les Coléoptères Cicindélides *(Oxychila)*, les Lucanides Chiasognathines, les Cétonides *Cacicus*, les Ténébrionides des genres *Prunaspila, Cimiciopsis, Argasidius*, portent des organes stridulants élytraux, formés de fines encoches gravées sur la carène épipleurale. L'archet est fourni par les fémurs intermédiaires.

356. — Action des ailes antérieures l'une sur l'autre. — Chez les Orthoptères (Tettigoniides et Gryllides), la stridulation est produite par le frottement des deux élytres l'un contre l'autre. Une nervure élytrale anale (archet) porte à la face inférieure une rangée de petites apophyses cornées dont le frottement fait vibrer l'autre élytre.

Chez les Tettigoniides l'appareil stridulant est localisé dans la partie basale du champ dorsal (fig. 30). Sur l'élytre droit toute la partie correspondant au tympan — ou partie musicale — est mince et transparente *(speculum)*; elle est seule capable de vibrer. L'élytre gauche porte l'archet formé par la nervure anale épaissie et denticulée.

Chez les Gryllides l'appareil stridulant qui produit le grillottement occupe tout le champ dorsal; il existe sur les deux élytres et la conformation est à peu près semblable sur l'un et l'autre côté.

357. — Généralement les mâles seuls portent un organe stridulant. Cependant, chez les Gryllotalpides et les Tettigoniides, on trouve chez

Source : MNHN, Paris

les femelles des dispositifs permettant une faible stridulation. Chez les Ephippigères l'appareil stridulant est à peu près semblable dans les deux sexes.

L'organe stridulant peut disparaître et la nervation élytrale du mâle devient comparable à celle de la femelle. Rare chez les Tettigoniides cette régression est fréquente chez les Gryllides.

358. — Chez la femelle des Gryllides, la nervation élytrale est simple (fig. 59). Chez le mâle, l'organe stridulant occupe la face dorsale de l'élytre. Le champ latéral est peu modifié, mais toutes les nervures du champ dorsal concourent à former un organe stridulant. La nervure cubitale postérieure est courbée à angle droit et se dirige vers le bord interne de l'élytre où elle forme avec les axillaires le nœud anal. Cette nervure épaissie est munie en dessous d'une crête stridulatoire ou archet. Après le nœud anal la nervure cubitale traverse obliquement l'élytre et prend le nom de diagonale. Vers le milieu elle rejoint deux branches de la cubitale antérieure pour limiter un espace plus ou moins arrondi, le miroir. Entre le miroir et l'apex de l'élytre se trouve le champ apical occupé par les branches de la cubitale. Les axillaires ou cordes se prolongent au-delà du nœud anal. Enfin, entre l'anale et la cubitale, un certain nombre de transverses nommées obliques unissent ces deux nervures (fig. 30).

Les deux élytres sont semblables, mais c'est l'archet de l'élytre droit qui frotte sur le bord interne de l'élytre gauche, vers le nœud anal où se trouve une partie coriacée, bombée, la chanterelle.

359. — Action des ailes antérieures sur les postérieures. — Chez les Noctuelles *Argiva* l'aile antérieure frotte contre des plis de l'aile postérieure. Chez le mâle de la *Thesophora fovea*, l'appareil sonore est placé sur l'aile postérieure; c'est une dépression profonde, à concavité dorsale (tambour), qui occupe le milieu de l'aile. Sur la face ventrale correspond un renflement soutenu par une nervure épaissie (bord antérieur de la cellule). Le son résulterait du passage rapide de l'aile antérieure au-dessus de cette cavité dorsale.

Les Arctiides *Diacrisia* frottent des groupes d'épines localisées à la base des ailes, sur la face ventrale des antérieures et sur la face dorsale des postérieures.

360. — Les mâles des Orthoptères Acridides *Psophus* produisent en volant un bruit de crécelle dû à la friction de la face inférieure des élytres sur la face supérieure des ailes postérieures.

361. — Chez la Cicadelle *Muiria stridula* le bord costal retourné des ailes s'accroche dans un pli longitudinal des hémélytres. La surface rugueuse et plissée s'oppose aux angles antérieurs de l'abdomen. Les hémélytres et les ailes, animés de mouvements rapides, provoquent la stridulation (Muir *ap.* Ossiannilsson).

362. — Action des ailes sur l'abdomen. — Les deux sexes de nombreuses espèces de Passalides ont des facultés stridulantes. La présence de l'appareil stridulatoire chez ces insectes a provoqué de nombreuses modifications morphologiques. Chez quelques espèces le pouvoir de vol a été

Source : MNHN, Paris

sacrifié à l'efficacité acerue de l'appareil sonore, les ailes ou les rudiments alaires étant seulement utilisés comme producteurs de son.

Les Passalides produisent un bruit aigu en frottant la partie apicale de l'abdomen contre les ailes lorsque celles-ci sont repliées et appliquées contre la face interne des élytres. Le troisième segment abdominal et les suivants portent encore des stigmates dont le péritrème présente des bords aigus et saillants et des plaques rétrostigmatiques minces, arrondies ou triangulaires, dont la surface est finement rugueuse. Le bord costal de l'aile, strié, frotte contre ces organes. Le frottement produit la stridulation.

363. — L'aile des Passalides peut être réduite à une lanière cornée, dure et rigide, formée par la réunion des nervures épaissies (fig. 46). Cette lanière se dilate à l'apex pour atteindre la plaque tergale correspondante. Elle repose dans une dépression élytrale, au-dessus d'une petite cavité qui semble jouer le rôle de caisse de résonnance.

364. — Certains Coléoptères aquatiques *(e. g. Hygrobia tarda)* font entendre un « cri » caractéristique produit par un appareil formé par une carène striée située sur la face inférieure des élytres dans la région suturale. Sur cette carène frotte le bord apical saillant du dernier tergite abdominal. Le son est renforcé par un deuxième appareil situé sur la partie moyenne et latérale de la face interne de l'élytre. C'est un onglet saillant qui frotte sur la nervure limitant l'oblongum de l'aile repliée sous l'élytre.

365. — Plusieurs Carabiques, Trogides, Coprides, Dynastides, présentent un appareil stridulant comparable. Il est formé par l'aile volante munie d'un épaississement strié qui frotte contre un organe abdominal. La face interne de l'élytre, longuement ciliée, des *Trichius* et des *Melolontha*, frotte contre l'abdomen.

Au contraire, le bord rugueux du pygidium et du tergite précédent des Oryctes frotte contre les ciselures du pli transversal de la côte alaire. Chez les Lucanides ce sont les bords postérieurs des orifices stigmatiques, et les replis latéraux de l'abdomen, qui agissent contre les stries costales, comme chez le *Phanaeus Mimas* et le *Scarabaeus sacer* (fig. 46).

366. — Chez les Nécrophores le pli costal montre, dans l'aile repliée, au niveau du premier pli transversal, un onglet soutenu par une *serrula* gravée sur la nervure. Le crissement est produit par le frottement de cette râpe contre le bord tranchant du cinquième tergite abdominal.

L'appareil sonore des Hétéroptères Cydnides et Tessarotomides est formé par les ailes postérieures dont une nervure serrulée attaque les deux premiers segments abdominaux striés transversalement.

Références. — Arrow : *Proc. ent. Soc. Lond.*, A, XVII, 1942, p. 83 (Coléopt.). — Aubin : *J. Microsc. Soc.*, 1914, p. 329 (Dipt.). — Autrum : *Z. vergl. Physiol.*, XXIII, 1936, p. 332 et XXVIII, 1940, p. 326, 580 (prod. du son et vibrations). — Baier : *Zool. Jahrb., Phys.*, XLVII, 1930, p. 151 (strid.). — Bourgogne ap. Grassé : Traité de Zool., X, p. 223, 300, 326 (Lépid.). — Busnel : Acoustique des Orthoptères, Paris (Inst. Rech. Agron.), 1955. — Chopard ap. Grassé : Traité de Zool., IX, p. 643, 657, 664, 693 (Orth.). — Comstock : Introduction to Entomology, N. Y., 1936, p. 78. —

Source : MNHN, Paris

Danzer : *Z. vergl. Physiol.*, XXXVIII, 1956, p. 259 (bourdonn.). — Dupuis : *Cahiers des Natur.*, VIII, 1953, p. 25 (Hétéropt.). — Goureau : *Ann. Soc. ent. Fr.*, VI, 1837, p. 397 (Dipt.); l. c. VII, p. 407 (ultrasons). — Grassé : Traité de Zool., Paris (Masson), 1950, t. X et XI. — Hanneman : *D. ent. Zs.*, III, 1956, p. 14 (Lépid., bibl.). — Imms : Textbook of Entom., Lond., 1925, p. 90, 223, 336, 463. — Janet : *Ann. Soc. ent. Fr.*, LXII, 1893, p. 159 (Fourmis). — Jeannel ap. Grassé : Traité de Zool., IX, 776 (strid. Coléopt.). — Knetsch : *Arch. Naturg.*, Leipzig, VIII, 1939, p. 1 (stridul.). — Kruger : *Zool. Anz.*, Leipzig, XLI, 1913, p. 505 (Lépidopt.). — Lattin : *Pan Pacific Ent.*, XXXIV, 1958, p. 217 (Hétéropt.). — Leston : *Ent. mon. Mag.*, XC, 1954, p. 19 (strid. Hétéropt., bibl.). — Meixner ap. Kukenthal : *Handb. d. Zool.*, Wien, 1936, IV, 2, Insecta Coleoptera, p. 1121. — Ossiannilsson : *Opusc. ent.*, X, 1949, p. 5 (Homopt.). — Pemberton : *Psyche*, XVIII, 1911, p. 114 (Dipt., Hym.). — Pérez : *C. R. Acad. sc.*, LXXXVII, 1878, p. 378. — Pierce : The Songs of Insects, Cambridge (Mass.), 1918. — Poisson ap. Grassé : Traité de Zool., X, p. 1681. — Prell : *Zool. Anz.*, XLII, 1913, p. 99 (élytres des Coléopt.). — Pnochnow ap. Schroder : Handb. d. Entom., I, 1910, p. 61. — Raignier : *Broteria*, II, 1933, p. 51 (strid.). — Shipley et Wilson : *Trans. R. Soc. Edinb.*, XL, 1902, p. 367 (Dipt.). — Viette : *Bull. Soc. ent. Fr.*, LX, 1955, p. 176 (Lépid.). — Weber : Biologie der Hemipteren, Berlin, 1930, et Lehrb. der Entom., Iena, 1933.

PARASITES

367. — Les ailes et les élytres de la plupart des insectes attirent des parasites ou abritent des réfugiés.

Les Thallophytes du groupe des Laboulbéniales peuvent végéter sur les élytres de différents Coléoptères, surtout des espèces terricoles et des hygrophiles.

Les insectes bons voiliers, dont les nervures ou la membrane sont parcourues par un courant sanguin, attirent les Diptères Cératopogons hématophages. Les *Forcipomyia*, principalement le *Forcipomyia eques*, attaquent les Névroptères, les Sialides, les Chrysopes et différents Lépidoptères. Les *Pterobosca* et les *Lasiohelea* piquent les ailes des Odonates, *Anax*, *Orthethrum*, *Lestes*, *Trithemis*, et des Diptères Tipulides.

Certains insectes, surtout les Lépidoptères, activement chassés par les Chauves-souris, peuvent hériter de leurs parasites, comme les Acariens *Myrmonyssus*, qui s'installent à la base des ailes ou sous les élytres.

Les élytres des Coléoptères peuvent cacher des Pseudoscorpions, des Trombidions et leurs larves, des Gamases. Les insectes coprophages abritent constamment des Acariens détriticoles.

Les Hydrachnides ubiquistes, des Vorticelles, des organismes divers, peuvent se fixer sur les ailes des insectes aquatiques.

Source : MNHN, Paris

VOL DES INSECTES

368. — Les deux paires d'ailes des Paléoptères et des Néoptères polynéoptères ont, pendant le vol, des mouvements indépendants. Chez les Paranéoptères et les Oligonéoptères les ailes antérieures et postérieures, accrochées l'une à l'autre, agissent simultanément. Cette disposition permet aux ailes postérieures de fonctionner dans une masse d'air non agitée par le mouvement des ailes antérieures.

Chez les Orthoptères et les Névroptères le mouvement des ailes antérieures s'effectue avant celui des ailes postérieures. Chez les Odonates les ailes antérieures et postérieures ne travaillent pas à la même vitesse et l'ordre des mouvements alaires est renversé. Les Agrions abaissent les ailes antérieures et élèvent ensuite les postérieures, et vice-versa.

Chez les Hétéroptères les ailes membraneuses accrochées aux hémélytres fonctionnent simultanément. Pendant le vol les élytres des Coléoptères peuvent être dressés verticalement, étendus latéralement et légèrement soulevés au-dessus de l'abdomen. Les élytres, toujours inactifs, sont disposés de façon à éviter les phénomènes de turbulence aux ailes postérieures en action.

369. — **Les mouvements alaires.** — En vol stationnaire l'insecte tromoptère trace avec l'extrémité des ailes une ellipse dans l'air immobile. Exposée à un courant d'air qui agit sur les organes sensoriels, la pointe de l'aile dessine une figure allongée en forme de 8, dont la boucle supérieure se rapproche de l'axe horizontal de l'insecte. L'insecte volant, suspendu dans l'air, prend une attitude commandée par l'effort qu'il produit pour réagir contre l'inertie (fig. 47 et 48).

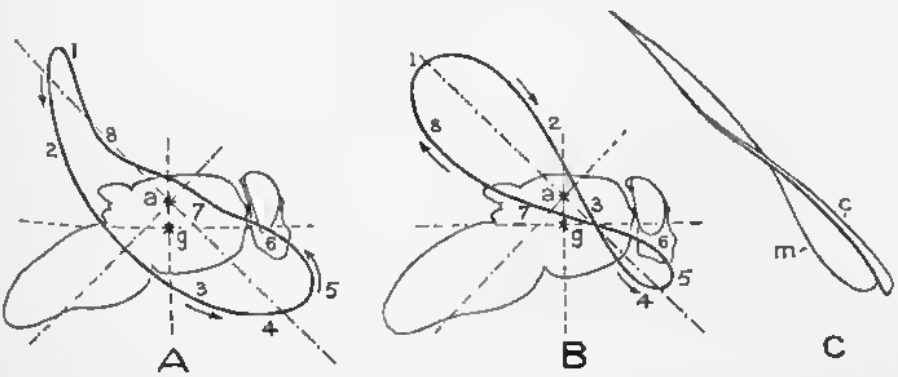

FIG. 47. — Trajet parcouru par la pointe de l'aile d'une Eristale (Diptère) vue de côté, volant au point fixe. — A, dans l'air immobile. — B, dans un courant d'air. Les chiffres indiquent les positions successives de l'aile. a, attache de l'aile; g, centre de gravité de l'insecte. — C, Torsion de la membrane de l'aile *(m)* sur la nervure costale *(c)*, grossi deux fois sur les figures A et B (inspiré de A. Magnan et modifié).

Source : MNHN, Paris

Les insectes bons voiliers, comme les Odonates et certains Lépidoptères, Diptères ou Hyménoptères, peuvent voler en avant, en arrière, tourner sur eux-mêmes, se jeter subitement de côté, monter brusquement à la verticale, ou s'arrêter immédiatement en pleine vitesse.

Ces mouvements sont déterminés par l'augmentation ou la diminution des vibrations alaires, sur une aile ou sur l'autre. L'amplitude du battement peut se réduire d'un côté ou cesser complètement.

370. — L'aile de l'insecte fonctionne comme une hélice qui chasse l'air en haut et en avant et le rejette en arrière. L'air entraîné dans les sillons formés sur la membrane par la disposition des nervures alternativement convexes et concaves, se détend vers l'arrière, oblige l'aile à tourner et la pousse en avant. Le mouvement de l'aile vers le haut est plus rapide que le mouvement vers le bas.

Le mécanisme articulaire, qui oblige l'aile au mouvement hélicoïdal, est commandé par l'insecte — ou l'articulation basale inerte est suffisamment flexible pour permettre à l'aile, sous la pression de l'air, de faire d'autres mouvements que ceux de va-et-vient. Ces deux facteurs, actif et passif, sont probablement d'une égale importance chez les Odonates.

Chez certains insectes la sclérose des parties antérieures de l'aile, le resserrement des nervures contre le bord costal, la flexibilité des aires postérieures, la résistance de l'air, provoquent automatiquement la torsion de la membrane sur l'aile en mouvement. Dans ce cas l'efficacité du pouvoir alaire dépend de la minceur de la membrane et de la souplesse du pli vannal.

Ces mouvements, et la vitesse des battements, sont modifiés chez les insectes dont l'aile, entourée par l'épaississement costal, est soutenue par un système rigide de nervures régulièrement réparties sur toute la surface de la membrane.

371. — Equilibre et régulation du vol. — Les insectes peuvent modifier la direction du vol au moyen du lobe vannal flottant des ailes antérieures. Chez les Hyménoptères et les Lépidoptères à ailes rigides, la régulation est dévolue aux ailes postérieures qui remplacent le lobe vannal manquant aux antérieures.

Les insectes assurent encore la stabilité et la direction pendant le vol en modifiant la position de la tête et de l'abdomen. Les macropodes utilisent les pattes munies d'organes sensoriels comme appareils équilibrants (Chironomides, Tipulides). Les tarses garnis de poils sensitifs jouent un rôle important pendant le vol de nombreux insectes.

Les insectes globulaires ou ovalaires, à pattes courtes (Mouches, Coccinelles) équilibrent et dirigent leur vol par l'action des ailes dont l'activité est inégale des deux côtés. Les organes sensoriels répartis sur les nervures provoquent les mouvements de rotation (ou autres) des ailes qui assurent le vol dirigé. Ceux des pattes sont indispensables.

Chez les Diptères les organes équilibrants sont les balanciers, organes gyroscopiques, sensibles aux déviations du plan de vibration. Les mouches privées de balanciers perdent la sûreté du vol.

Chez les Strepsiptères et certains Homoptères (*e. g.* Coccides) l'équi-

Source : MNHN, Paris

libre est assuré par des organes homologues de position inverse à celle des balanciers.

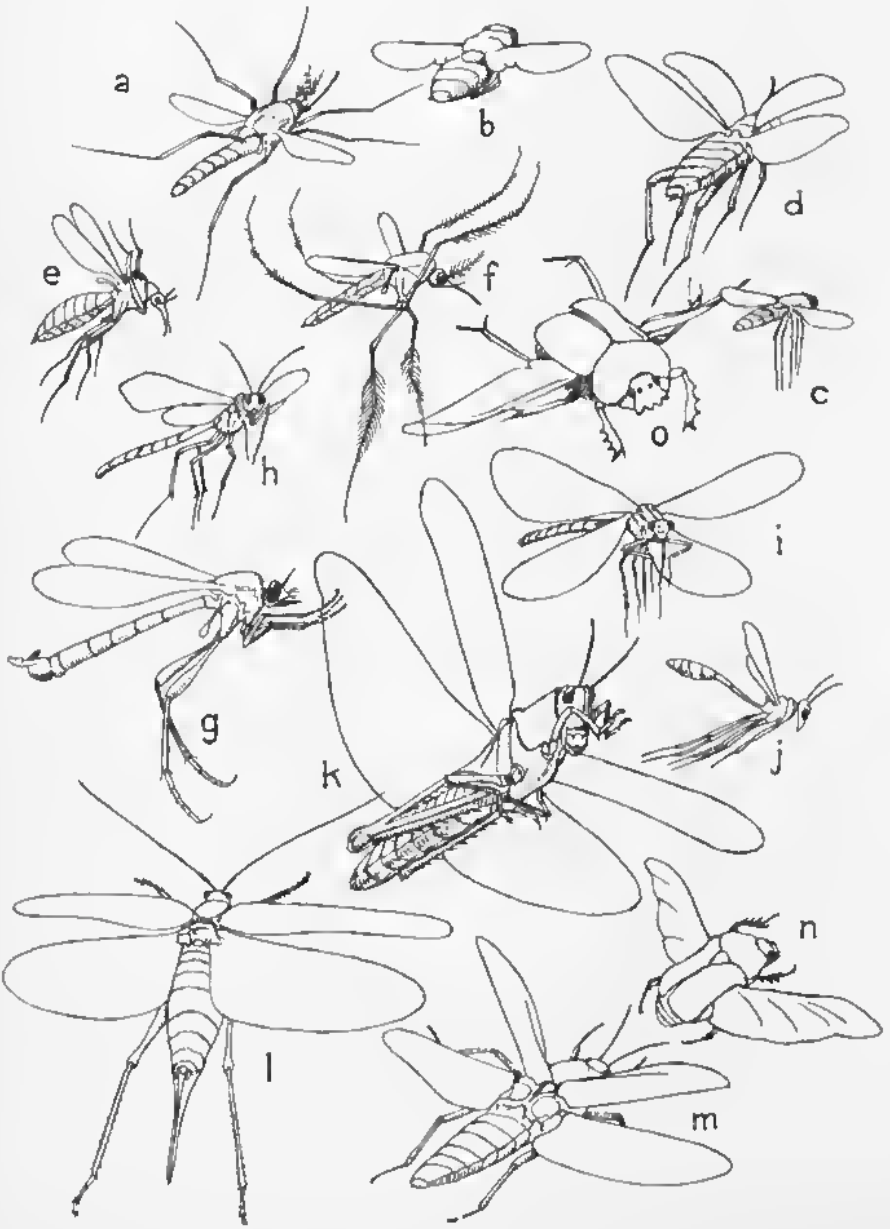

Fig. 48. — Position des ailes des insectes pendant le vol. — *a*, *Culex* (Dipt.); *b*, *Œstrus* (Dipt.); *c*, *Syrphus* (Dipt.); *d*, *Cicindela* (Coléopt.); *e*, *Bibio* (Dipt.); *f*, *Sabethes* (Dipt.); *g*, *Leptogaster* (Dipt.); *h*, *Rhyssa* (Hyménopt.); *i*, *Agrion* (Odonate); *j*, *Ammophila* (Hyménopt.); *k*, *Schistocerca* (Orthopt.); *l*, *Tettigonia* (Orthopt.); *m*, *Campsosternus* (Coléopt.); *n*, *Cetonia* (Coléopt.); *o*, *Ateuchus* (Coléopt.).

Source : MNHN, Paris

D'après Ch. Janet, aux organes d'équilibre il faut ajouter les hamules d'accrochage (65). La suppression de ces crochets ne paraît pas modifier la régularité du vol. Mais l'arrêt, l'atterrissage sont difficiles : l'insecte roule sur lui-même dès qu'il se pose.

372. — Fréquence des battements et vélocité. — Le vol des insectes et sa rapidité sont sous la dépendance de nombreux facteurs externes. La saison, l'humidité, le sexe, l'âge de l'animal, la polarisation de la lumière, le magnétisme terrestre, les obstacles de toutes sortes modifient considérablement la fréquence des battements alaires. On a essayé de compter ces battements et de mesurer la vitesse de différents insectes.

373. — Le nombre des battements est très variable d'une espèce à l'autre. Le son produit par les ailes vibrantes a été mesuré au moyen de méthodes acoustiques. Il permet d'apprécier le nombre de vibrations ou de battements alaires. Les grands Lépidoptères *(Papilio)* accusent 5-9 vibrations par seconde, le Moustique mâle *Aëdes* 587 et le Cératopogonide *Forcipomyia* 1000 !

374. — En utilisant les méthodes stroboscopiques on a observé que la Mouche domestique donne 330 battements à la seconde, l'Abeille 250, la Coccinelle 90, la Macroglosse 85, la Libellule *Aeshna* 28, la Piéride 12.

Des estimations diverses (et souvent fantaisistes) ont été faites sur la vélocité des insectes. Voici quelques chiffres. La libellule peut atteindre au vol 35 à 80 km heure, le Taon 36 km., l'Abeille 13 km., le Hanneton 10 km., la Piéride 7 km.

Les insectes dont les ailes sont hérissées de poils, macrotriches ou écailles, ont un vol peu rapide. Les bons voiliers portent ordinairement des ailes à membrane nue et lisse.

375. — On trouvera ces chiffres dans tous les traités. Ils ne signifient rien. Ils ne montrent certainement pas toutes les possibilités des insectes. Trop de causes d'erreurs affectent les calculs effectués sur des animaux captifs ou maltraités dans un laboratoire. Ils ne prouvent que l'habileté de l'expérimentateur, qui a réussi à obtenir certaines réactions avec des animaux fragiles, aussi violemment susceptibles et indépendants que les insectes.

Références. — Bull : *Bull. Soc. Philomath.*, VI, 1904, p. 192. — Corporaal : *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1923, p. 147 (Coléopt.). — Corset : *Bull. biol. Fr. et Belg.*, suppl. XIII, 1931, p. 264 (Coléopt.). — Edmunds et Traver : *J. Wash. Acad. Sc.*, XLIV, 1951, p. 390 (Ephémères). — Hannes : *Biol. Zentrbl.*, XLI, 1926 (stabilité et direction). — Haupt : *Z. Insbiol.*, XXIV, 1924, p. 73 (Cigales). — Herbst : 100 Jahre Deutsch. ent. Ges., 1957, p. 170 (Coléopt.). — Hocking : *Trans. ent. Soc.* Lond., CIV, 1953, p. 253 (dispersion et vol; bibl. consid.). — Janet : *C. R. Acad. Sc.*, Paris, CXXVIII, 1899, p. 219 (mécanisme). — Kalmus : *Proc. ent. Soc.* Lond., A, XX, 1945, p. 84 (vol et vision). — Larsen : *Nork Ent. Tidskr.*, III, 1934, p. 306 (vélocité). — Lendenfeld : *Biol. Zentrlbl.*, XXIII, 1903, p. 227 (vol. et photogr.). — Magnan : Le vol des Insectes, Paris, 1934 (Hermann). — Melin : *Uppsala Univ. Arsskr.*, n° 1, 1941, p. 14 (vol et org.

Source : MNHN, Paris

sens., bibl. import.). — Mihalyi : *Arb. ungar. biol. Forsch. Inl.*, Tihany, VIII, 1936, p. 106 (org. du vol). — Osborn : *Ann. ent. Soc. Amer.*, V, 1912, p. 61, (vol). — Piéron : *Feuille J. Nat.*, XXXIX, 1909, p. 235 (vol). — Poujade : *Ann. Soc. ent. Fr.*, (6), IV, 1884, p. 197 (attitudes). — Pringle : Insect Flight, Cambridge (Univ. Press), 1957 (bibl.). — Prochnow ap. Schoeder's : Handbuch der Ent., I, 1924, p. 531. — Rabaud : *Bull. biol. Fr. et Belg.*, LXVII, 1933, p. 31. — Snodgrass : *Ann. Rep. Smiths. Inst. Wash.*, 1930, p. 383 (How Insects fly). — Stellwaag : *Zs. wiss. Zool.*, XCV, 1910, p. 518 (vol de l'Abeille); *l.c.*, CVII, 1911, p. 359 (vol des Lamellicornes) et *Biol. Ztbl.*, XXXVI, 1916, p. 30 (mesure du vol). — Tamino : *Arch. Zool. Ital.* Torino, XXXVI, 1951, p. 217, et XXXVII, 1952, p. 171 (aérodynamique). — Taylor : *Proc. Linn. Soc.* Lond., CLXIX, 1958, p. 67 (Aphidiens). — Tokunaga : *Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ.*, n° 19, 1932, p. 39 (mouv. alaires). — Voss : *Verh. Dtsch. zool. Ges.*, XXIII, 1913, p. 119. — Wigglesworth : *Nature*, CLVII, 1946, p. 655 (équilibre). — Woodworth : *Univ. Calif. Publ. Tech. Bull.*, I, 1906, p. 21.

Source : MNHN, Paris

PALÉOPTÈRES	
1. Éphéméroptères	1. Éphéméroptères
2. Odonatoptères	2. Odonates
NÉOPTÈRES	
EXOPTÉRYGOTES	
3. Polynéoptères	
I. *Blattoptéroïdes*	3. Dictyoptères
	4. Isoptères
	5. Zoraptères
II. *Orthoptéroïdes*	6. Plécoptères
	7. Chéleutoptères
	8. Orthoptères
	9. Embioptères
III. *Dermatoptéroïdes*	10. Dermaptères
4. Paranéoptères	
IV. *Hémiptéroïdes*	11. Psocoptères
	12. Hétéroptères
	13. Homoptères
	14. Thysanoptères
ENDOPTÉRYGOTES	
5. Oligonéoptères	
V. *Névroptéroïdes* } Complexe	15. Névroptères
VI. *Mécoptéroïdes* } panorpoïde	16. Mécoptères
	17. Trichoptères
	18. Lépidoptères
	19. Diptères
VII. *Coléoptéroïdes*	20. Coléoptères
	21. Strepsiptères
VIII. *Hyménoptéroïdes*	22. Hyménoptères

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES AILES

376. — Les différents groupes d'Insectes ptérygotes, dont l'aile a pu être étudiée, ont été répartis comme l'indique le tableau ci-contre.

CARACTÈRES DES PTÉRYGOTES

377. — Les Insectes Ptérygotes se distinguent des Aptérygotes par la présence d'ailes, ou au moins par la conformation particulière d'un thorax alifère, ptérothorax ou synthorax. La morphologie alaire, ou le mécanisme qui permet de mettre les ailes au repos, autorise la division des Ptérygotes en Paléoptères et en Néoptères.

Les Paléoptères

378. — Les Paléoptères sont munis d'ailes nues, mobiles dans le sens vertical seulement. Au repos les ailes ne se replient pas à plat sur l'abdomen. Elles présentent une nervure médiane antérieure (MA) saillante ou convexe, que certains Néoptères ont perdue. La radiale antérieure (R1) est simple sur toute sa longueur et indépendante jusqu'à la base. Les nervures anales sont courbées en arrière.

Les Paléoptères possèdent, en principe, un système de nervation complet, où les nervures convexes alternent régulièrement avec les nervures concaves. Les ailes sont dépourvues d'appareil sonore spécialisé.

Les Paléoptères comprennent les Protodonates, les Paléodictyoptères, les Ephéméroptères et les Odonatoptères.

Les Ephéméroptères et les Odonatoptères sont les deux seuls groupes de Paléoptères dont les représentants actuellement vivants permettent l'étude des ailes.

Source : MNHN, Paris

LES ÉPHÉMÉROPTÈRES
[3, 27, 57, 100, 112, 152, 244, 310]

379. — Les Ephéméroptères se distinguent des Odonatoptères par les caractères alaires suivants :

1. Ptérothèques nymphales disposées à plat sur la face tergale, la costale placée à l'extérieur. Système trachéen alaire réduit : certaines nervures ne sont pas pourvues de trachées.
2. Ailes postérieures réduites, couplées avec les antérieures.
3. Les muscles thoraciques dorsaux longitudinaux importants font mouvoir les ailes vers le bas par élévation du tergum.
4. La rigidité de l'aile est obtenue par la disposition flabellée des nervures longitudinales. Nervures transverses peu nombreuses. Pas de nervures « spécialisées ».
5. Aire cubitale élargie.
6. Couplage des ailes amplexiforme.

CARACTÈRES PARTICULIERS DES AILES DES ÉPHÉMÈRES

380. — Les mouches de mai, insectes bons voiliers, sont très communes au bord des eaux, des lacs, des ruisseaux ou des rivières.

Au moment de l'éclosion des adultes, l'insecte ailé qui sort de l'enveloppe nymphale est une subimago qui diffère de l'imago par plusieurs caractères (**27**).

Dans leur forme générale les deux stades (subimago et imago) sont semblables, les ailes sont étendues et la respiration stigmatique est établie. La subimago se reconnaîtra à son aspect mat, à ses ailes légèrement opaques, longuement frangées.

381. — Le passage de l'état de subimago à celui d'imago est marqué par un phénomène unique chez les insectes. Lors de la dernière mue la subimago se dépouille d'une délicate pellicule qui recouvre entièrement le corps, y compris les ailes, et donne une imago complètement formée. Dans ce dernier état l'insecte perd son aspect mat et les ailes deviennent transparentes.

La pellicule subimaginale persiste temporairement ou définitivement dans les deux sexes des espèces à vie courte. Les mâles des *Oligoneuria* conservent cette pellicule sur les ailes, tandis que les femelles des *Palingenia* et des *Campsurus* ne semblent pas la quitter.

382. — Ailes antérieures triangulaires membraneuses, minces, glabres

Source : MNHN, Paris

et délicates, souvent transparentes, opalines ou opaques. Les deux ailes de même structure, reliées au ptérothorax par un seul sclérite (fig. 13), au repos dressées verticalement, placées l'une contre l'autre, jamais repliées sur l'abdomen dans le sens des plis.

Ailes postérieures toujours plus petites que les antérieures dans les formes actuelles (fig. 50), parfois réduites ou nulles chez les *Cloeon* et les *Caenis*.

383. — Les nervures glabres, ordinairement nombreuses, sont disposées en triades, sauf parfois sur les cubitales munies d'une série de nervures postérieures pectinées. La nervure intercalaire de chaque triade est généralement libre à la base. Le système complet des triades fait alterner régulièrement les nervures convexes et concaves sur la marge de l'aile qui présente un aspect flabelliforme (fig. 49). La nervation est variable.

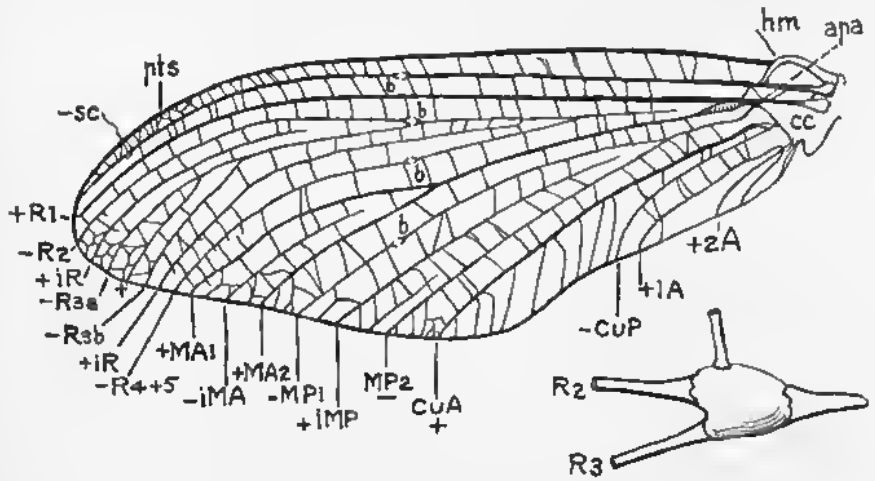

FIG. 49. — *Siphlonurus lacustris* Eaton (Ephémèropt.). — *apa*, apophyse d'attache de la radiale; *b*, bulles; *cc*, cavité cupuliforme; *hm*, transverse humérale; *iMA*, médiane intercalaire antérieure; *iMP*, médiane intercalaire postérieure; *iR*, radiales intercalaires; *pts*, pterostigma. — En bas, bulle *(b)* de la radiale 2 grossie.

Sous-costale simple, prolongée jusqu'à l'apex de l'aile. Radiale 1 libre depuis la base, subparallèle au bord de l'aile. Secteur radial détaché de la base de R1, mais présentant encore l'apophyse d'attache (fig. 49). Trois rameaux concaves primaires R2.3.4 + 5. Nervure humérale robuste, précédée par un court épaississement costal. Médiane et cubitale parfois soudées, toujours plus ou moins recourbées vers le haut à la base. Cubitale postérieure avec quelques rameaux disposés en série pectinée. Nervures anales courtes et simples, convexes. Nervures transverses irrégulières et nombreuses, sauf chez les *Caenis*.

384. — La partie postérieure de la membrane axillaire se présente sous la forme habituelle. C'est un pli bordé par un épaississement rugueux ou cordon axillaire réuni avec la base postérieure du tergum (fig. 13).

Source : MNHN, Paris

L'aile antérieure porte un pterostigma traversé par des nervules. La nervure sous-costale et le secteur radial peuvent présenter de petites dilatations ampullaires (bulles ou thyridies), qui permettent à l'aile, à un certain moment de l'évolution, de se plier transversalement (fig. 49).

Une cavité cupuliforme à parois épaissies, situées à la base de l'aile antérieure, est un caractère propre aux Ephéméroptères. L'origine et la signification de cette cavité sont inconnues (fig. 13).

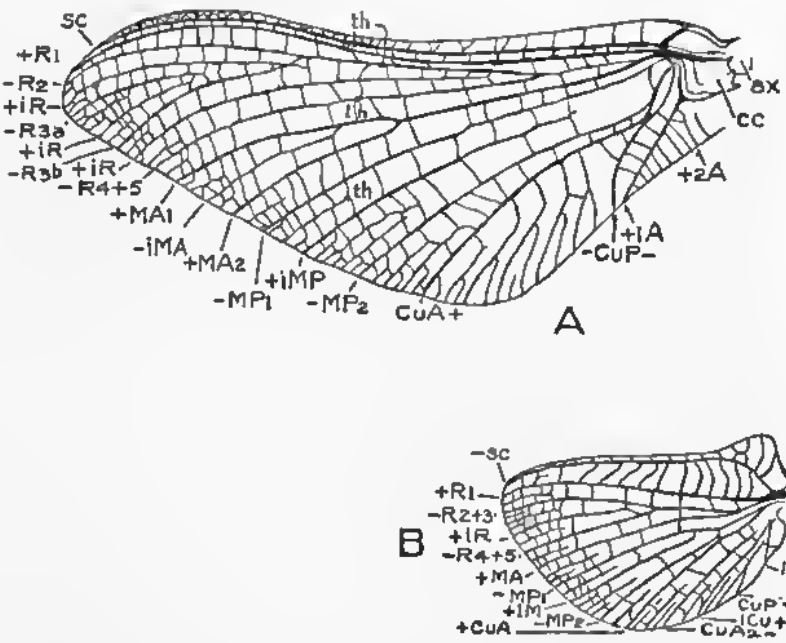

Fig. 50. — *Ephemera danica* Müll. (Éphéméropt.). — A, Aile antérieure. — B, Aile postérieure, dessinée avec la même amplification. — *ax*, sclérite axillaire; *cc*, cavité cupuliforme; *iCu*, cubitale intercalaire; *iMA*, médiane antérieure intercalaire; *iMP*, médiane postérieure intercalaire; *iR*, radiale intercalaire; *th*, thyridies.

385. — Le plan de la nervation des ailes postérieures peut être superposable à celui des ailes antérieures, mais le nombre des nervures est réduit. La médiane antérieure se libère parfois de la radiale à la base, mais non du secteur de la médiane. L'épaississement costal est souvent arqué ou fortement anguleux près de la base (angle huméral) (fig. 50).

386. — La coaptation ou la réunion des ailes antérieures et postérieures pendant le vol est du type amplexiforme. La cohésion des deux ailes est assurée par le développement de l'angle huméral des ailes postérieures.

Chez les Ephéméroptères l'aile est un organe stable. On ne connaît pas de cas de brachyptérisme ou d'aptérisme, ou de variations individuelles, géographiques ou dimorphiques sexuelles. Quelques espèces e.g. *Baetis*, *Caenis*, *Oligoneuria*, ont une nervation simplifiée.

Source : MNHN, Paris

387. — Articulation basale. — La structure articulaire du mécanisme fléchisseur est réduite à la base des ailes, mais n'est pas très différente de celle des insectes à ailes pliées (cf. **112** et fig. 13).

Références. — Adolph : *Nova Acta Leop.* Halle, CVI, 1920 *(Epeorus)*. — Burks : *Bull. Illinois Nat. Hist. Survey*, XXVI, 1953 (Ephém. de l'Illinois). — Demoulin : *Bull. Inst. Sc. nat. Belg.*, XXVIII, 1952, n° 21. — Edmunds et Traver : *J. Wash. Acad. Sc.*, XLIV, 1954, p. 390 (taxon.). — Fontaine : *Bull. Soc. linn.* Lyon, XXIV, 1955, p. 60 *(Prosopistoma)*. — Morgan : *Ann. ent. Soc. Amer.*, V, 1912, p. 89 (homologie des nervures). — Needham, Traver et Hsu : Biology of Mayflies, New York, 1935 (Comstock Publ.). — Spieth : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XL, 1947, p. 87 (taxon.). — Ulmer ap. Schulze : Biol. Tiere Deutschl., 10, Teil 34, Berlin, 1924 (génér. et bibliogr.). — Verrier : Biologie des Ephémères, Paris (Collin), 1956.

LES ODONATOPTÈRES

[78, 93, 112, 126, 166, 169, 174, 175, 217, 323, 368, 370]

388. — Les Odonatoptères se distinguent des Ephéméroptères par les caractères suivants :

1. Ptérothèques nymphales dressées sur la face tergale, le bord costal est placé à l'intérieur, sur la ligne médiane du corps. Système trachéen alaire très développé.
2. Ailes postérieures élargies, non couplées avec les antérieures, à mouvements indépendants.
3. Muscles dorsaux longitudinaux nuls. Le mouvement des ailes vers le bas est commandé par les muscles pleuraux à action directe.
4. La rigidité de l'aile est obtenue par des membranes solides, des nervures longitudinales épaisses reliées par des transverses très nombreuses. Trois organes alaires sont caractéristiques de l'ordre des Odonates : l'arculus, le nodus et le pterostigma.
5. Aire cubitale réduite.
6. Pas d'appareil de couplage des ailes.

Caractères particuliers des ailes des odonatoptères

389. — Les représentants actuellement vivants de cet ordre sont tous beaucoup plus petits que l'Odonatoïde *Meganeura Monyi*, du Carbonifère supérieur, dont l'envergure atteignait près de 60 centimètres. Le plus grand

Source : MNHN, Paris

Odonatoptère actuellement connu paraît être le Zygoptère *Megaloprepus caerulatus*, de l'Amérique méridionale, qui a près de 20 cm. d'envergure. Le plus petit est *l'Hemiphlebia mirabilis* d'Australie, qui mesure entre 10 et 12 millimètres.

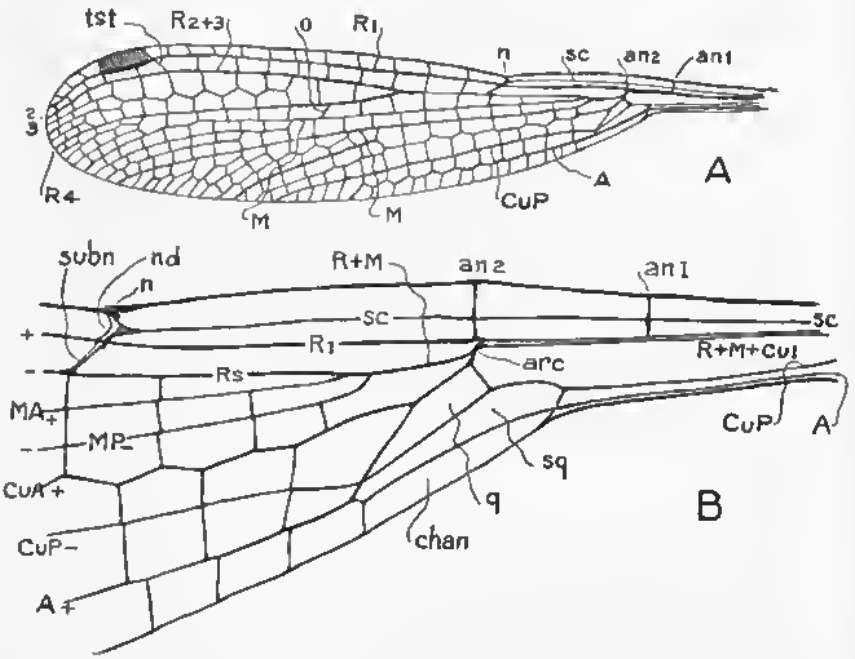

Fig. 51. — *Lestes virens* Charp. (Odonate). — A, aile antérieure gauche. — B, base de l'aile postérieure gauche. — *an 1, 2* anténodales (nodales antérieures); *arc*, arculus; *chan*, champ anal; *n*, *nodus*; *nd*, nervure nodale; *o*, nervure oblique; *q*, cellule quadrangulaire; *subn*, *subnodus*; *sq*, cellule sous-quadrangulaire; *tst*, transverse pterostigmatique.

Les ailes des Odonatoptères sont habituellement subégales, plus ou moins pédonculées chez les Zygoptères (fig. 51), à base élargie chez les Anisoptères, les ailes postérieures non plissées, à champ anal dilaté. Au repos elles sont dressées et dirigées obliquement en arrière chez les Zygoptères — ou disposées à plat, perpendiculairement au corps chez les Anisoptères. Cette disposition, unique chez les insectes, est secondaire : l'Anisoptère qui sort de l'exuvie « nymphale » a les ailes relevées comme les Zygoptères. Il ne les étale que plus tard.

390. — Les ailes, membraneuses et glabres, sont souvent vitreuses ou hyalines. Les mâles des *Calopteryx* portent des ailes parées de couleurs métalliques violettes, bleues ou vertes. Les *Rhynocypha* et les *Rhyothemis* australiens ou indonésiens sont munis d'ailes à coloration brillante et métallique, formée par des combinaisons de rouge, de violet, de pourpre ou de vert doré étincelant. Les Odonates montrent ordinairement un dichroïsme sexuel très marqué, la coloration des ailes peut être très différente dans les deux sexes.

Source : MNHN, Paris

391. — La nervation des Odonatoptères a subi d'importantes modifications évolutives, surtout remarquables chez les Anisoptères. Les nervures nombreuses et variées ne se superposent pas toujours au schéma donné par les trachées dans la ptérothèque nymphale. Cette particularité a donné lieu à de vives discussions. Les nervules transverses forment un reticulum délicat délimitant un grand nombre de cellules quadrangulaires ou polygonales (3000 chez les *Neurothemis*). De nombreuses transversales ont tendance à former des secteurs intercalaires dans la région postérieure de l'aile : c'est une source supplémentaire de confusion.

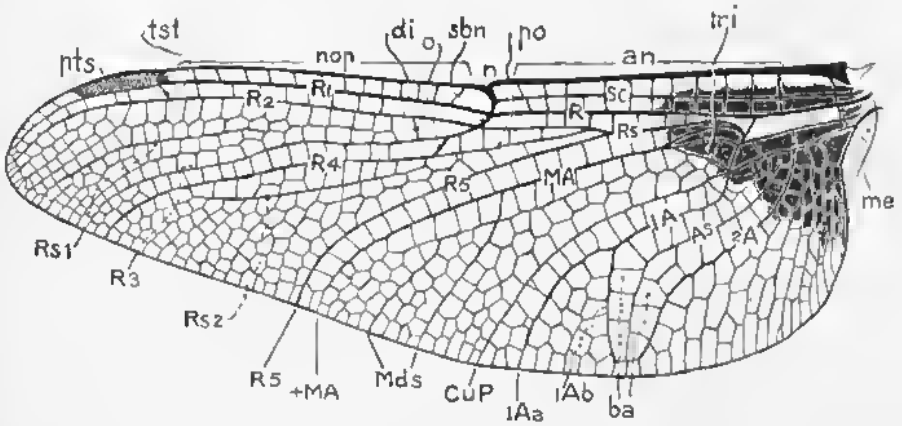

FIG. 52. — Aile postérieure gauche de la *Libellula depressa* L. (Odonate). — *an*, anténodales (nodales antérieures); *As*, anale supplémentaire; *ba*, boucle anale ou triangle anal; *di*, diagonale particulière aux Libellules; *Mds*, médiane supplémentaire; *me*, membranule; *n*, *nodus*; *nap*, nodales postérieures; *o*, nervure oblique; *po*, pont; *pts*, pterostigma; *Rs*, radiale supplémentaire; *sbn*, nervure sous-nodale; *tri*, triangle discoïdal; *tst*, transverse pterostigmatique. (Voir aussi fig. 13, 22, 31 et 53.)

392. — La costale s'arrête au niveau du *nodus*. C'est la sous-costale basse qui remplace la costale jusqu'à l'apex de l'aile (**174**).

Les nervures radiale et médiane sont réunies à la base. Il existe une nervure médiane antérieure, mais la cubitale antérieure a disparu et l'on observe constamment la nervure cubitale postérieure basse (CuP). Une seule nervure anale haute, parfois une seconde anale ou récurrente et une anale supplémentaire (**166** et fig. 52).

Du nodus part une nervure transversale, la nodale, placée entre Sc et R. Cette nervure est suivie de la sous-nodale entre R et Rs. Cette disposition consolide le bord de l'aile (*subnodus*) (fig. 53).

393. — Entre la première nervure radiale et l'épaississement costal, on trouve une série de nervules. Depuis la base de l'aile jusqu'au nodus ce sont les anténodales, après le nodus les postnodales.

Près de la base une transverse, dans la partie comprise entre R + M et Cu, forme *l'arculus*. Lorsque les nervures se divisent près de la base il peut y avoir formation d'un arculus postérieur. C'est le soutien principal de la base de l'aile (fig. 22).

Source : MNHN, Paris

394. — La cellule formée entre les nervures M et Cu et limitée par l'arculus, peut être triangulaire (Anisoptères) ou plus ou moins quadrangulaire (Zygoptères) (fig. 51).

La nervure transverse anale limite en arrière le subtriangle.

Certains Anisoptères présentent des secteurs ou « nervures supplémentaires », formés ordinairement par la réunion de nervules transversales. Ce sont le plus souvent une radiale supplémentaire, une médiane et une nervure anale. Ces trois secteurs sont concaves.

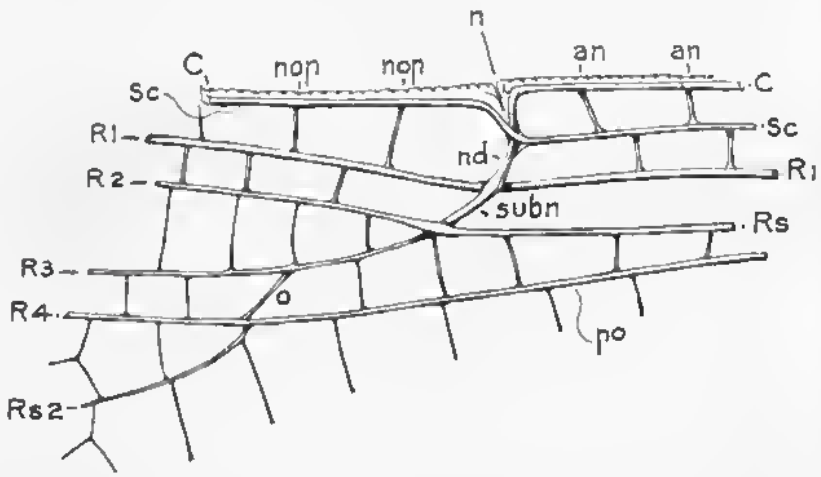

FIG. 53. — *Cordulegaster annulatus* Latreille (Odonate) face inférieure de l'aile gauche montrant le *nodus*, le *subnodus* et la superposition de C + sc. — *an*, anténodales (nodales antérieures); *n*, *nodus*; *nd*, nervure nodale; *nop*, nodales postérieures; *o*, nervure oblique; *po*, pont; *R3*, secteur de l'*arculus*; *Rs2*, radiale supplémentaire; *subn*, *subnodus*.

395. — La nervure oblique est une pièce du secteur radial réunissant deux nervures. Le pont est une formation secondaire réunissant proximalement la nervure oblique sur la deuxième radiale supplémentaire avec la base de R1.

396. — Le pterostigma des Odonates, ou *carpus*, est constitué par une aire opaque, épaissie, placée dans la partie proximale de l'aile, entre l'épaississement costal et la nervure radiale (**227**).

Les ailes antérieures et postérieures présentent une plage anale de conformation différente. Sur l'aile postérieure les cellules anales, plus nombreuses, sont nommées par les spécialistes cellules paranales et postanales.

Le triangle basal est un caractère particulier aux mâles; il est formé de trois cellules. La cellule apicale forme le tornus qui, chez certains Anisoptères, est en relation avec les oreillettes (**231**, **232**, fig. 31).

397. — Articulation basale. — La région articulaire présente deux plaques sclérosées. La plaque humérale antérieure est reliée à l'épaississement costal au moyen d'un petit sclérite intermédiaire (**112**).

Source : MNHN, Paris

La plaque postérieure ou axillaire (fig. 13) commande la base des nervures radiale, médiane, cubitale et anale. Cette plaque est homologue de l'axillaire des insectes à ailes pliantes. Elle est articulée sur le bord latéral du tergite au moyen d'une aire membraneuse. La saillie pleurale alifère porte deux apophyses qui commandent la plaque antérieure et la plaque axillaire. Les plaques basalaires tournent de haut en bas lorsque l'aile s'élève ou s'abaisse.

La plaque antérieure et la plaque axillaire sont mobiles l'une sur l'autre, le champ costal est doué de mouvements favorisés par la petite plaque intermédiaire.

398. — Le mécanisme du vol des Odonates, facilité par les organes basalaires et les insertions directes des muscles thoraciques, montre un perfectionnement sur l'appareil volant des Ephémères. C'est peut-être le prototype du mécanisme alaire des autres insectes.

La base des ailes porte un appareil chordotonal compliqué. La base des grandes nervures longitudinales et le bord anal sont munis de pores et de cils groupés pour former des organes sensoriels. Ces organes contrôlent le mouvement des ailes pendant le vol.

Références. — Asahina : Morphological study of *Epiophlebia superstes*, Tokyo, 1954. — Bobror : *Ann. Soc. ent. Amer.*, XXXVIII, 1915, p. 168. — Frankenberg : *Nat. u. Volk.*, LXXIV, 1944, p. 130. — Fraser : *Proc. ent. Soc. Lond.* (A), XII, 1937, p. 101 (n. anténodales); *Entom.*, Lond., LXXI, 1938, p. 273 (n. anale); *Proc. ent. Soc.* Lond., XIII, 1938, p. 60 (prétrachéation); et XIV, 1939, p. 63 (anténodales); et XVII, 1942, p. 64 (évolution, bride nodale), et XVIII, 1913, p. 50 (oreillettes); XXIII, 1918, p. 44 (notat. Zalessky), *Proc.* (B), XIII, p. 58 (n. oblique). — Grandi : *Boll. Ist. ent.* Bologna, XVI, 1947, p. 254 (sclérites axillaires). — Gross ap. Schulze : Biol. Tiere Deutschl., 10, Teil 33, Berlin, 1924 (génér. et bibl.). — Martin et Planet : Histoire naturelle de la France, 9, Pseudonévroptères et Névroptères, Paris (Deyrolle), 1931. — Martynov : *Rev. russe Entom.*, XVIII, 1924, p. 115 (nervation et trachéalion). — Munz : *Mem. Amer. ent. Soc. Philad.*, III, 1919, p. 78 (nervation). — Needham et Broughton : *Trans. Amer. ent. Soc.*, Philad., LIII, 1927, p. 157 (nervation). — Needham et Westfall : Manual of the Dragonflies of N. America (Anisoptera) : Berkeley el Los Angeles (Univ. Calif.), 1955. — Needham : *Trans. Amer. ent. Soc.*, Philad., LXXVII, 1951, p. 21 (nervation et critique). — Tannert : *D. ent. Zs.*, v, 1958, p. 391 (articul.). — Tillyard : *Ent' News*, Philad., XXXIII, 1922, p. 1 et 45, *Ind. Rec. Mus.* Calcutta, XXX, 1928, p. 151 (nervation). — Tillyard et Fraser : *Austr. Zool.*, Sydney, IX, 1938, p. 125 et 1939, p. 195 (nervation). — Zalessky : *Bull. Acad. Leningr.* 1932, p. 713, et *Bull. Soc. Géol. Fr.*, III, 1933, p. 497 (évol. phylog. des Odonates et des Ephémères).

Source : MNHN, Paris

Les Néoptères

399. — Les insectes Néoptères sont munis d'ailes mobiles dans le sens vertical et horizontal. Au repos elles se replient sur la face dorsale de l'abdomen. Les ailes antérieures, souvent épaissies, peuvent constituer des élytres. Elles recouvrent les postérieures. La nervure médiane antérieure (MA) peut disparaître, et la nervure radiale antérieure peut se ramifier. Les nervures anales sont dirigées obliquement vers le bord de l'aile, non courbées vers l'arrière comme chez les Paléoptères. Les ailes sont rétrécies à la base. L'articulation basalaire est formée par le sclérite axillaire antérieur et par trois sclérites fournis par la base des nervures longitudinales : un axillaire médian, un intermédiaire et un anal. Il existe souvent un appareil alaire producteur du son et habituellement des organes tympanaux ou chordotonaux.

Les particularités évolutives permettent de diviser les insectes Néoptères en Exoptérygotes et en Endoptérygotes.

LES EXOPTÉRYGOTES

400. — Les Exoptérygotes Hétérométaboles ou Paurométaboles sont des insectes à métamorphoses incomplètes, dont le développement ne présente ni larves, ni métamorphoses apparentes, ce qui les distingue des Endoptérygotes.

Les Exoptérygotes présentent généralement un prothorax bien développé. Les ailes, ordinairement glabres, peuvent porter une nervure médiane antérieure convexe, indépendante, mais cette nervure peut se réunir au dernier rameau du secteur radial et disparaître. L'espace limité par la radiale et la cubitale antérieure ne présente alors que des nervures concaves. La radiale antérieure peut être simple et indépendante depuis la base, ou peut être munie de rameaux qui se confondent avec ceux du secteur.

Les Exoptérygotes sont Polynéoptères ou Paranéoptères.

LES POLYNÉOPTÈRES

401. — Les Polynéoptères comprennent des insectes broyeurs dont les ailes sont caractérisées par un champ anal très développé, soutenu par de nombreuses nervures, sauf chez la plupart des Termites, les Zora-

Source : MNHN, Paris

ptères et les Embioptères. Il n'y a pas d'appareil de couplage des ailes. Les Polynéoptères comprennent les Blattoptéroïdes, les Orthoptéroïdes et les Dermaptéroïdes.

Les Paranéoptères renferment les Hémiptéroïdes.

LES BLATTOPTÉROÏDES

402. — Le corps est déprimé, le prothorax offre un rebord latéral. Pendant le repos les ailes sont disposées à plat sur l'abdomen et se recouvrent partiellement. La nervure costale est placée au bord antérieur de l'aile.

Les Blattoptéroïdes comprennent les Dictyoptères, les Isoptères et les Zoraptères. Les Isoptères et les Zoraptères portent des ailes caduques. Les Blattides perdent rarement leurs ailes.

LES DICTYOPTÈRES

403. — Ce sont des Blattoptéroïdes non sociaux, dont le prothorax est élargi. Les ailes ne sont pas caduques, saul chez les Blattes *Salganea* et *Panesthia*. Les antérieures présentent un champ anal généralement séparé du reste de l'aile par un sillon. Le champ anal des ailes postérieures, élargi, peut se plisser en éventail (**186**).

Les Dictyoptères comprennent les Blattes (Blattides) et les Mantes (Mantides).

Les blattides

[75, 159, 165, 167, 212]

404. — Les Blattes ont ordinairement le corps aplati, les ailes antérieures sont des élytres mous, croisés sur la face dorsale. Les ailes postérieures sont amples et font de ces insectes de bons voiliers.

Chez les jeunes Blattes les ébauches des ptérothèques sont disposées obliquement sur les côtés du corps comme chez les Protoblattoïdes fossiles. Ces ébauches ressemblent aux ailerons que portent les segments thoraciques et abdominaux des formes primitives.

Le tégument des Blattes est ordinairement brun, les couleurs vives ou métalliques sont exceptionnelles, les teintes vertes sont rares. Les taches ou les dessins seraient dûs à une accumulation de pigment noir.

Les représentants de quelques genres de Blattoïdes ont une forme convexe rappelant celle des Coléoptères Coccinellides ou Cassides.

405. — **Caractères généraux des ailes.** — Les ailes supérieures sont transformées en élytres. Au repos elles recouvrent les inférieures à

Source : MNHN, Paris

plat en se croisant partiellement, comme chez les Plécoptères. Les élytres assurent l'équilibre pendant le vol. Ils peuvent être coriacés, sans trace de nervures, mais généralement la nervation est bien visible.

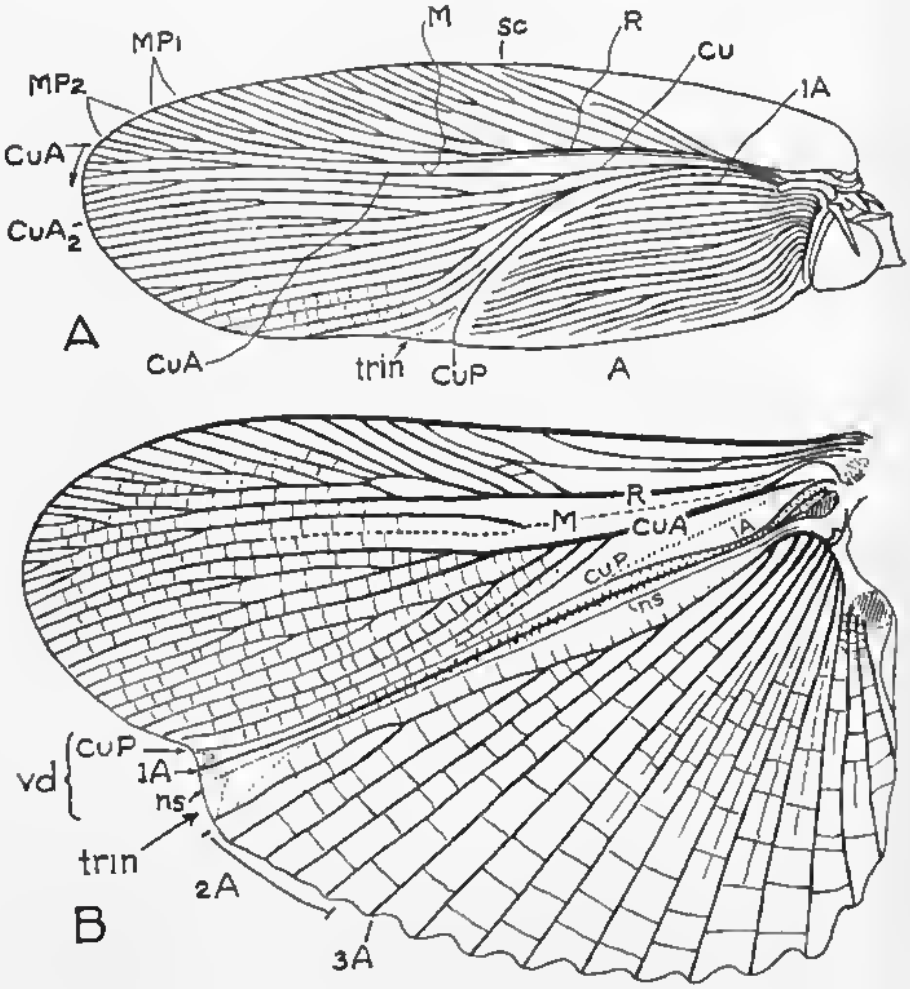

Fig. 54. — *Periplaneta australasiae* F. (Dictyoptère). — A, élytre; B, aile postérieure. — *2 A*, deuxième nervure anale ou axillaire ramifiée; *ns*, nervure séparatrice; *trin*, triangle intercalé; *vd*, *vena dividens*.

Sauf dans quelques formes fossiles la nervure sous-costale raccourcie peut encore montrer quelques nervules. La radiale (R) envoie de nombreux rameaux dans le champ costal élargi. Parmi ces nervures plusieurs peuvent appartenir au secteur de la radiale, celui-ci continue souvent la radiale et ne peut plus en être distingué. C'est une exception à la règle qui veut une radiale convexe simple, non ramifiée (fig. 54). La nervure médiane est

Source : MNHN, Paris

concave, elle peut se diviser à la base en deux branches (MP1 et MP2). La cubitale, importante, est ramifiée. La cubitale postérieure est généralement simple. Le champ anal est séparé de l'aire cubitale par un sillon courbe (pli vannal). Il loge la cubitale postérieure. La première anale est courte. La seconde anale est ramifiée en éventail. Elle est suivie par une dizaine de nervures flabelliformes qui soutiennent le champ anal (fig. 54). Le champ jugal est dépourvu de nervures.

L'articulation basalaire comprend quatre sclérites axillaires de type primitif.

406. — Les ailes de la deuxième paire sont membraneusee et au repos se plient sous les élytres. Elles servent activement pendant le vol.

Sur l'aile postérieure la nervation présente la même disposition que sur l'aile antérieure. La radiale porte des branches antérieures plus nombreuses. La médiane est simple, la cubitale porte de nombreux rameaux. Le champ anal est très développé. Il peut se plisser et être ramené au repos sous la partie antérieure de l'aile. Il est muni d'un grand nombre de nervures anales dont la deuxième est ordinairement ramifiée (axillaire pectinée). Le champ anal est séparé de l'aire cubitale par un pli épais, la *vena dividens* (**159**). A l'extrémité de la vena dividens se trouve le triangle intercalé.

407. — Chez les Blattides les variations alaires sont très étendues. Les ailes peuvent être plus développées chez les mâles que chez les femelles. Dans les cas extrêmes on peut observer dans un couple le mâle ailé et la femelle aptère. Tous les intermédiaires peuvent se présenter entre les deux extrêmes et la forme typique dont les deux sexes, semblables, sont munis d'élytres et d'ailes bien développées.

Chez certaines formes la nervation se simplifie, le réseau des nervures transversales tend à disparaître et le champ anal se rétrécit. D'autres portent des ailes rappelant celles des Psocides ou celles des Coléoptères; chez d'autres les nervures tendent à former des cellules. Certaines espèces sont munies d'ailes inférieures à zone apicale allongée et séparée de la zone médiane par un pli permettant de la rabattre, comme chez certains Dermaptères ou Coléoptères.

Références. — Beck : *Zool. Jahrb.*, fena Abt. Anat., XLI, 1919, p. 377 (*Phyllodromia germanica* L.). — Chopard ap. Grassé : Traité de Zoologie, IX, Paris (Masson), 1949, p. 355. — Forbes : 5e Congrès int. Ent. Paris, II, 1933, p. 277 (nervation axillaire). — Ragge : Wing-venation of the Orthoptera, London (B. M.), 1955, p. 127. — Rehn : Classification of the Blattaria as indicated by their wings, *Mem. Amer. ent. Soc.*, XIV. — Smart : *Proc. zool. Soc.* Lond., CXXI, 1951, p. 501 *(Periplaneta americana)*.

Les Mantides

408. — Le dimorphisme sexuel est apparent dans la structure et la couleur des élytres. Les Mantes offrent encore un dichroïsme marqué. Dans

Source : MNHN, Paris

une même espèce on peut observer une forme brune et une forme verte. Les Déroplatydes ressemblent à des feuilles mortes et la coloration des Hyménopodides est très vive, surtout sur les ailes inférieures.

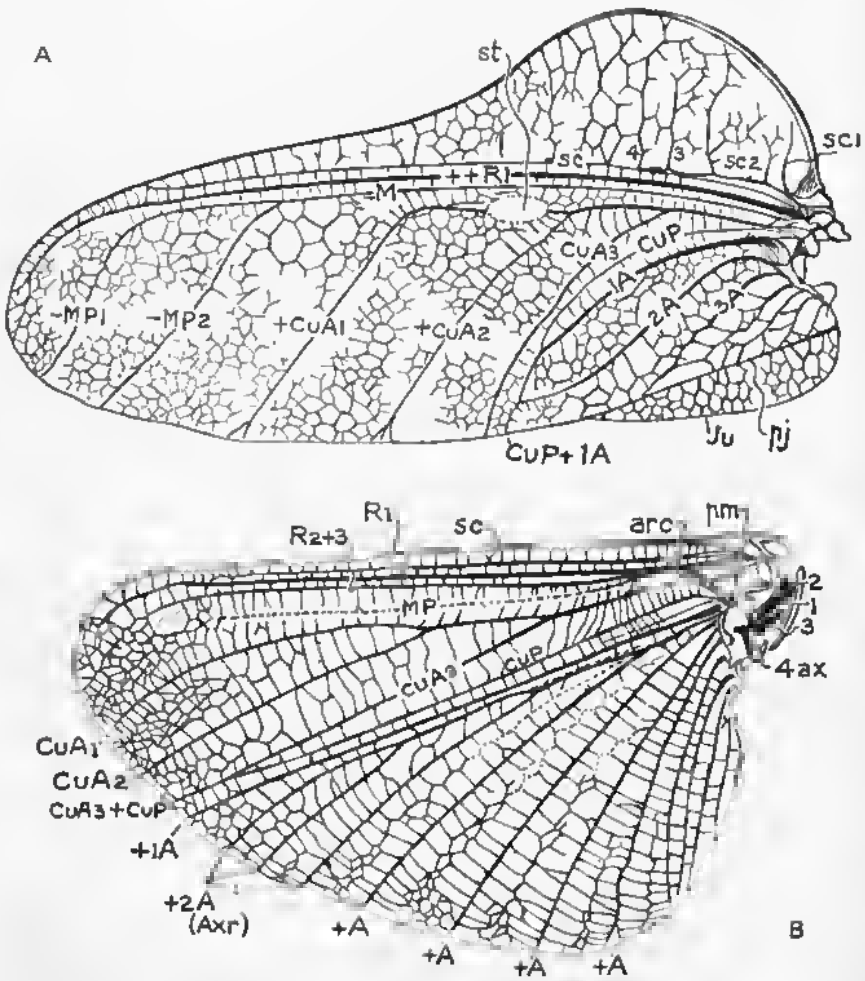

Fig. 55. — *Gongylus gongyloïdes* Linné (Dictyoptère). Aile antérieure (A) et postérieure (B) représentées au même grossissement. — *arc, arculus ; Axr,* nervure axillaire ramifiée; *1, 2, 3, 4 ax,* scérites axillaires; *ju, jugum ; pj,* pli jugal ; *pm,* plaques médianes; *st, stigma.*

Les ailes des Mantes sont conformées comme celles des Blattes. Elles sont parfois réduites, surtout chez la femelle. La costale est bien développée, souvent épaisse. La nervure sous-costale simple, ordinairement longue, est prolongée jusqu'à l'extrémité de l'aile. La médiane, peu divisée, est concave. La première nervure anale est simple; la deuxième, appelée axillaire, peut présenter un ou plusieurs rameaux (fig. 55).

Source : MNHN, Paris

409. — Les élytres, à membrane épaissie, présentent le même schéma de nervation que les ailes postérieures. L'espace sous-costal est étroit, mais peut s'élargir comme chez les *Sphodromantis*. Une ligne chitinisée oblique, formée par une disposition particulière de la base des rameaux de la cubitale, traverse parfois la base de l'espace cubital. Un stigma plus ou moins visible, formé par une tache calleuse, oblique, est situé sur la partie discale moyenne de l'élytre dans l'espace médio-cubital. Le champ anal est réduit. Une aire jugale membraneuse, bien développée chez certaines espèces, peut présenter des plis ou des nervules. Elle peut se rabattre normalement en dessous par un pli longitudinal parallèle à la troisième nervure anale (pli jugal) (fig. 55).

410. — Les ailes volantes, élargies, membraneuses, montrent un champ antérieur étroit, un champ anal élargi, plissé en éventail. L'aire sous-costale est ordinairement étroite. Les nervures sous-costale, radiale et son secteur, la nervure médiane sont simples. La médiane est concave ou convexe *(Mantoides tenuis)*. La nervure cubitale (CuA1), convexe, est divisée et la cubitale postérieure (CuP), concave, est simple. Le champ anal est ordinairement bien développé. La première nervure anale (1A) est simple et convexe. Les nervures suivantes (2A et n) sont des axillaires.

La nervulation transversale est importante sur les deux ailes. Certaines formes tendent à la simplifier. Au contraire les Orthodérides multiplient les nervules des élytres qui forment une réticulation allongée, très serrée; l'aire sous-costale et parfois la suivante cernent un archédictyon.

L'articulation basalaire est formée par quatre sclérites axillaires principaux, comme chez les Blattides; le premier correspond à la costale et à la sous-costale, le second à la radiale, le troisième au groupe médio-cubital, le quatrième aux axillaires.

Références. — CHOPARD ap. GRASSÉ : Traité de Zoologie, IX, Paris (Masson), 1919, p. 386.

LES ISOPTÈRES

[75, 114, 201, 244, 281, 306]

411. — Les Isoptères, Termites ou Fourmis blanches, sont des Blattoptéroïdes sociaux à prothorax rétréci. Les ailes sont caduques. Les antérieures n'ont pas de champ anal distinct du reste de l'aile. Le champ anal des ailes postérieures est élargi chez les formes archaïques (Mastotermitidés), il ne se plisse pas en éventail.

Les Isoptères doivent leur nom à leurs ailes semblables. Les seuls Mastotermitidés portent des ailes dissemblables comme les Dictyoptères.

Les ailes des Termites sont grandes. Au repos elles se superposent horizontalement sur la face dorsale de l'abdomen. Leurs extrémités dépassent largement celle du corps. Les deux paires d'ailes sont membraneuses, hyalines ou enfumées, parfois légèrement irisées. Les ailes antérieures sont peu chitinisées.

Source : MNHN, Paris

412. — Les deux paires d'ailes montrent près de leur base une suture basilaire courbée ou sinueuse, qui permet à l'insecte de les détacher après le vol nuptial. Il ne reste fixé au thorax qu'un moignon alaire corné, l'écaille, parfois plus grande à une aile qu'à une autre (**201**). Chez les Termitides l'écaille, très petite, tend à se séparer du reste de l'aile suivant une ligne de rupture transverse. Cette ligne de rupture, caractéristique principale des Termites, est vestigiale sur les ailes postérieures des *Calotermes*.

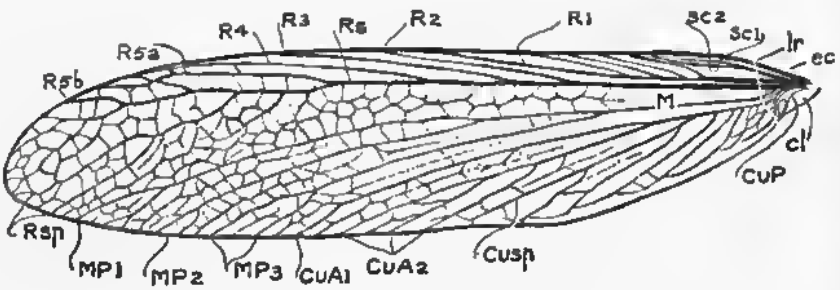

FIG. 56. — *Anacanthotermes ochraceus* Burm. (Isopt.). — *cl*, *clavus* ; *cusp*, cubitale supplémentaire ; *ec*, écaille ; *lr*, ligne de rupture ; *Rsp*, radiale supplémentaire.

413. — La nervation des ailes des Termites varie beaucoup, parfois individuellement. Les nervures sont souvent peu apparentes. L'épaississement costal est prolongé jusqu'à l'extrémité de l'aile. La sous-costale, plus ou moins développée, est courte ; elle offre parfois deux rameaux. Elle peut disparaître et manque souvent chez les *Calotermitidae*. La nervure radiale est longue et simple chez les Termitides, ou courte et ramifiée chez les *Calotermes*. La médiane et la cubitale sont ordinairement moins chitinisées que les autres nervures. Leur développement est variable. La nervure médiane, ordinairement concave, peut être dichotomisée, un rameau antérieur secondairement convexe peut être confondu avec une médiane antérieure qui n'existe pas chez les Termites (fig. 56). La cubitale porte aussi de nombreux rameaux. Les nervures anales, fortement chitinisées, partent d'un rameau commun.

414. — Les ailes de certains groupes sont pourvues de transverses ou d'intercalaires serrées qui se réunissent, s'épaississent plus ou moins et forment une réticulation très irrégulière. Les ailes peuvent être réticulées chez les Mésotermitidés ; la réticulation s'efface ou devient inapparente ou nulle chez les Termitidés.

415. — L'articulation basalaire est formée de trois selérites axillaires de formes diverses, assez écartés les uns des autres. Le troisième, qui est articulé avec la base du champ anal, est pourvu d'une pièce cuticulaire apicale indépendante.

Entre les selérites axillaires et la base de l'aile antérieure, on trouve un sclérite isolé qui a été comparé au jugum et qui est considéré comme étant l'homologue du champ postanal de l'aile antérieure des *Mastotermes*

Source : MNHN, Paris

(216). L'épaississement costal de l'aile antérieure offre à sa base une plaque costale et une tegula.

Comme les autres Orthoptéroïdes les Termites offrent des individus ailés et des individus aptères, allotropie dont la cause est inconnue. Les individus aptères sont eux-mêmes polymorphes.

Références. — GRASSÉ : Traité de Zoologie, IX, Paris (Masson), 1919. — TILLYARD : *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, LVI, 1931, p. 371. — RICHARD : *Ins. Soc.*, I, 1954, p. 177 (nerfs et trachées alaires).

LES ZORAPTÈRES

[195, 306]

416. — Les Zoraptères sont des Blattoptéroïdes non sociaux qui forment des colonies composées d'individus normalement ailés ou normalement aptères. Les ailes inégales, caduques, indépendantes, à base très étroite et courte, n'ont pas de champ anal.

Les Zoraptères sont placés systématiquement près des Isoptères dont ils se rapprochent par de nombreux caractères. Mais les ailes des Termites et des Zoraptères ne sont pas comparables morphologiquement. La ligne de rupture, caractéristique des ailes des Termites, n'existe pas chez les Zoraptères, qui perdent leurs ailes comme les Fourmis.

417. — Les ailes des Zoraptères ont été comparées à celles des Homoptères Aphides et des Psocoptères. Elles sont grandes, les inférieures plus faibles et plus courtes que les supérieures. Au repos elles se superposent sur la face dorsale de l'abdomen, qu'elles dépassent de plus de la moitié de leur longueur. Les deux paires d'ailes sont membraneuses, ciliées sur toute leur surface. Les supérieures sont légèrement plus résistantes.

418. — La nervation est simple et les nervures sont faibles comme les ailes. Les antérieures portent un épaississement qui forme, en se réunissant à la radiale, un pterostigma important qui peut s'étendre sur près de la moitié de la longueur de la côte alaire. La nervure radiale est simple et son secteur ne présente qu'un rameau, la médiane est concave et possède une base commune avec la cubitale antérieure. La cubitale postérieure (CuP) est libre. Il n'y a pas de nervures anales. Ordinairement deux nervules transverses, radio-médianc et médio-cubitale.

L'aile postérieure est soutenue par une nervure longitudinale formée par la réunion de la cubitale, de la radiale et de la médiane. La cubitale postérieure est vestigiale à la base.

L'articulation basalaire est assurée par deux renflements de la base des nervures des groupes antérieur et postérieur. Les ailes des Zoraptères tombent dès que la maturité sexuelle est acquise. La ligne de rupture se trouve au niveau de l'articulation basalaire des nervures longitudinales. La base de ces dilatations forme la ligne de rupture.

Source : MNHN, Paris

Rèfèrences. — Crampton : *Canad. Ent.*, LIII, 1921. — Delamarre Debouteville : *Ann. Sc. nat., Zool.*, IX, 1947, 2. — Denis ap. Grassé : Traité de Zool., Paris (Masson), 1949, p. 545 (excell. figures).

LES ORTHOPTÈROÏDES

LES PLÉCOPTÈRES
[12, 124, 191, 278, 298]

419. — Les ailes sont membraneuses et transparentes, les antérieures, parfois légèrement épaissies, toujours plus étroites que les postérieures. La membrane et les nervures sont pourvues de microtriches et de macrotriches. Au repos les ailes antérieures sont couchées à plat sur l'abdomen et recouvrent les ailes postérieures. Le lobe anal des ailes postérieures, dilaté, est séparé du reste de l'aile par une échancrure. Il peut se plisser longitudinalement comme un éventail. Les ailes repliées dépassent l'extrémité de l'abdomen.

420. — Les Plécoptères présentent des espèces à mâles dimorphes, brachyptères ou microptères; chez d'autres les mâles sont normalement ailés. Les mâles brachyptères, moins répandus que les macroptères, peuvent appartenir à des formes séparées géographiquement. Les espèces brachyptères paraissent plus communes dans les hautes régions montagneuses. La réduction alaire peut intéresser les deux sexes et son importance varie avec les individus. L'aptérisme total est rare.

Chez les Plécoptères les branchies peuvent persister à l'état non fonctionnel, recroquevillées chez les imagos. Les *Pteronarcys* présentent des branchies sur chacun des segments thoraciques et à la base de l'abdomen.

421. — Caractères des ailes. — L'évolution de l'aile s'est faite dans deux directions opposées. a) par augmentation du nombre de nervures et élargissement du champ anal de l'aile postérieure. b) par diminution du nombre des nervures et réduction du champ anal.

La nervure sous-costale, courte, rejoint la costale. Elle est attachée à la radiale par une nervure oblique (sc2). Le secteur de la nervure radiale est dichotomisé une fois (fig. 57). La médiane antérieure est dichotomisée une fois : le rameau antérieur est convexe, le suivant concave. Cette médiane peut être soudée à la radiale — ou au secteur de la radiale à sa base — sur une certaine longueur. La médiane postérieure s'est confondue avec MA à la base. La cubitale, plus ou moins ramifiée, présente un rameau antérieur convexe (CuA) et des rameaux concaves; elle peut être réunie à la médiane et à la deuxième cubitale (CuA2) par une série de nervules. La cubitale

Source : MNHN, Paris

postérieure est simple. La première anale est simple et reste plus ou moins parallèle avec la cubitale postérieure dont elle est séparée par un sillon (182), fig. 24, 57). La deuxième et la cinquième anales (axillaire) disposent leurs rameaux en éventail sur l'aile postérieure.

422. — La disposition des nervures longitudinales est à peu près constante chez les Plécoptères. Mais on observe une grande variabilité individuelle. Les rameaux du secteur radial et le nombre des cellules des champs médian et cubital varient considérablement chez un même individu; la nervation peut également varier sur les ailes des deux côtés du corps. Cependant trois nervules transverses se retrouvent constamment à la limite des zones médiane et apicale de l'aile. Par leur réunion ces nervules forment l'anastomose ou corde transverse.

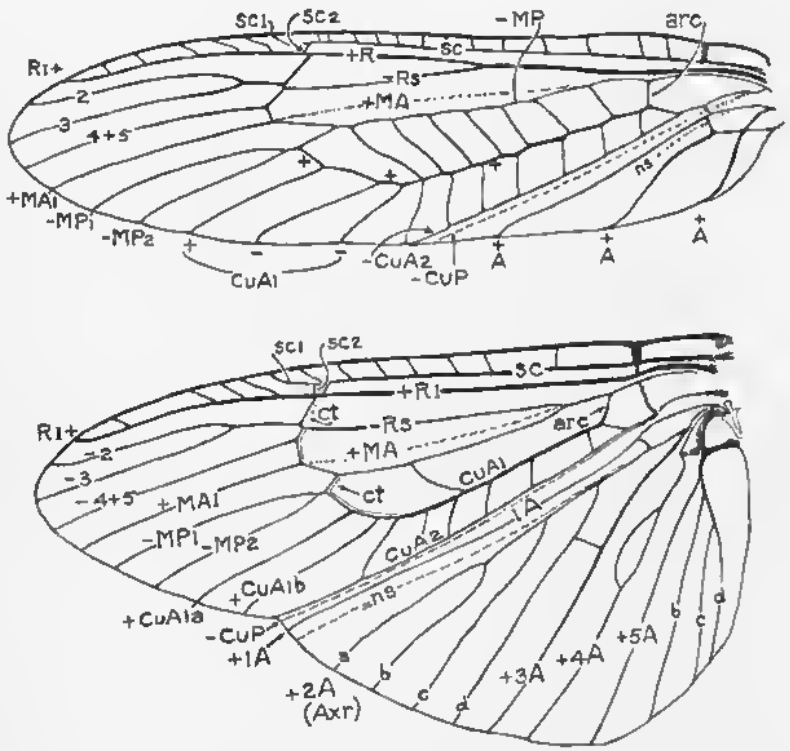

Fig. 57. — *Perla cephalotes* Curtis (Plécoptère). — Aile antérieure et postérieure. — *arc*, arculus; *Axr*, axillaire ramifiée (2e nervure anale); *ct*, anastomose ou corde transverse; *ns*, nervure séparatrice; *sc 1, 2*, sous-costale 1 et 2.

Chez certains Plécoptères la multiplication des nervures transverses peut former un réseau. Tillyard a considéré cette disposition comme archaïque et l'appelle archédictyon. Le type le plus « archaïque » de nervation s'observe chez les *Eustheniidae*. Dans cette famille l'archédictyon existe sur toutes les parties de l'aile.

Source : MNHN, Paris

Références. — Despax : Faune de France, 55, Plécoptères, Paris (Lechevalier), 1951. — Klapalek : *Ent. Mitt.* Berlin, II, 1913, p. 228 (nervation). — Schœnemund ap. Schulze : Biol. d. Tiere Deutschl., 10, Teil 32, Berlin, 1924. — Tillyard : *J. Linn. Soc.*, (Zool.), Lond., XXXV, 1923, p. 143. — Willey : *Trans. R. Soc. Canada*, (3), XXX, 1936, p. 115 (réductions et réversions).

LES CHÉLEUTOPTÈRES

[186, 201, 255, 263, 298]

423. — Les Chéleutoptères ou Phasmes sont des Orthoptéroïdes dont les organes de vol, lorsqu'ils existent, sont particuliers. Les élytres sont ordinairement raccourcis et les ailes, très amples, sont vraisemblablement utilisées comme parachutes. Au repos les ailes postérieures sont repliées à plat sur l'abdomen. Les formes aptères sont communes.

Sur les ailes antérieures les nervures sont épaisses, rectilignes, peu ramifiées, sauf à l'apex. L'espace costal est bien développé, mais le champ anal est rétréci.

424. — Les ailes postérieures offrent, entre le bord costal et la première cubitale, une partie antérieure chitinisée, de même nature que les élytres. Au repos cette partie chitinisée recouvre la partie alaire membraneuse que les élytres ne peuvent protéger. Cette partie est d'une couleur différente de celle du champ anal. Elle peut être verte en dessus, rouge en dessous, et la partie membraneuse anale bleue ou rougeâtre. Sur cette zone chitinisée les nervures sous-costale, radiale et médiane sont disposées longitudinalement et parallèlement (fig. 58).

425. — La nervure sous-costale limite en arrière un champ costal assez étendu. La radiale et son secteur sont rectilignes, non dichotomisés. La médiane, vestigiale, a disparu. La cubitale antérieure, haute et fine, est doublée par une branche basse presque aussi longue qu'elle. La cubitale postérieure, doublée par la première anale convexe et un pli intercalaire, forme la *vena dividens*. Le triangle intercalé est médiocre. Le champ anal est très étendu, plissé en éventail par des nervures anales toutes convexes, doublées par des plis intercalaires concaves plus ou moins chitinisés.

Sur les deux ailes un réseau de nervules transversales anastomosées sépare les nervures longitudinales et les plis interealaires. Sur les parties chitinisées des deux ailes l'archédictyon est visible par place, surtout à la base.

426. — Chez les Phyllides le mâle, petit, porte des élytres raccourcis, mais les ailes postérieures sont allongées et conformées comme chez les autres Phasmes. Au contraire la femelle, plus grande, a perdu les ailes postérieures et les ailes antérieures, très développées, recouvrent la majeure

Source : MNHN, Paris

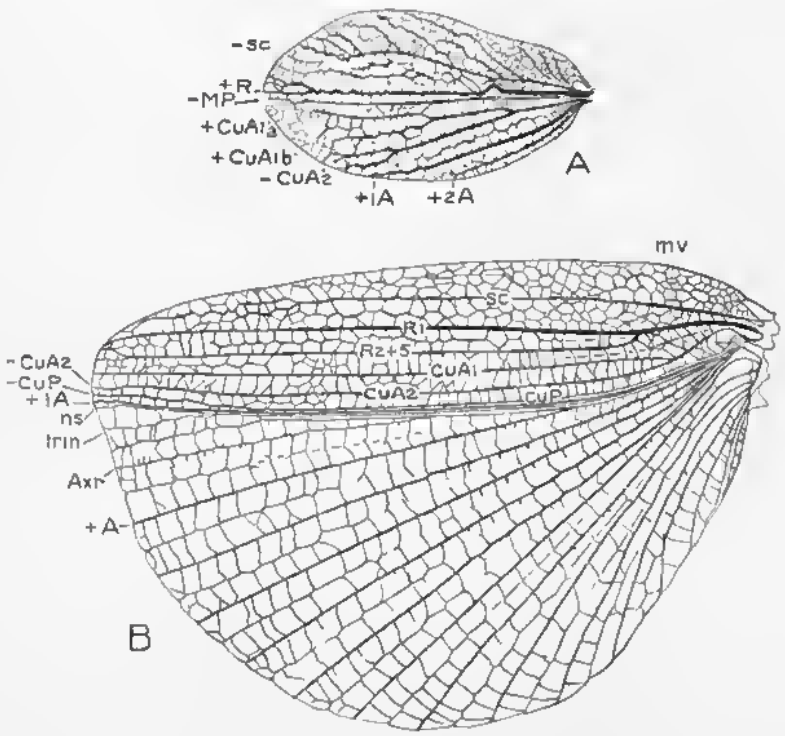

FIG. 58. — *Eurycnema herculeana* Charp. (Chéleutoptère). — A, élytre et B, aile postérieure, vus avec la même amplification. — *Axr*, axillaire ramifié; *mv*, vestige de la médiane; *ns*, nervure séparatrice; *trin*, triangle intercalé.

partie de l'abdomen. L'espace radial, considérablement élargi, est traversé par des nervures dirigées vers le bord; la médiane vestigiale peut disparaître complètement.

Références. — BURT : *Spolia Zeylanica*, XVII, 1932, p. 29 *(Phyllium)*

LES ORTHOPTÈRES

[28, 63, 104, 136, 146, 155, 157, 172, 182, 185-187, 192, 213, 223-225, 311, 356, 368]

427. — Caractères généraux. — Au repos les ailes antérieures recouvrent les postérieures et sont ordinairement disposées en toit ou à plat sur l'abdomen (insectes stégoptères). Les ailes antérieures sont des élytres solides, parcheminés, généralement de la couleur du corps et en

Source : MNHN, Paris

harmonie avec le milieu où vit l'animal. Les ailes postérieures sont grandes, membraneuses et délicates, souvent parées de couleurs vives, parfois éclatantes, unicolores ou compliquées de taches diverses. Les ailes comportent un champ antérieur étroit et un champ postérieur plissé en éventail largement étendu. Ce dernier est supporté par de nombreuses nervures rayonnantes, toutes convexes, séparées par des nervures intercalaires concaves, plus faibles.

428. — Elytres (fig. 59). — Chez les mâles une partie plus ou moins importante du champ dorsal de l'élytre est transformée en organe stridulant (fig. 30). L'espace précostal, lorsqu'il existe, est soutenu par les nervules données par la costale. La nervure sous-costale présente généralement quelques rameaux dirigés vers la costale. La nervure médiane antérieure (MA) existe au moins chez les Ensifères (Gryllides et Tettigoniides). Le secteur de la radiale, les nervures médiane et cubitale sont diversement bifurquées ou ramifiées. Le pli vannal est placé théoriquement entre la cubitale postérieure (CuP) et la première anale (1A).

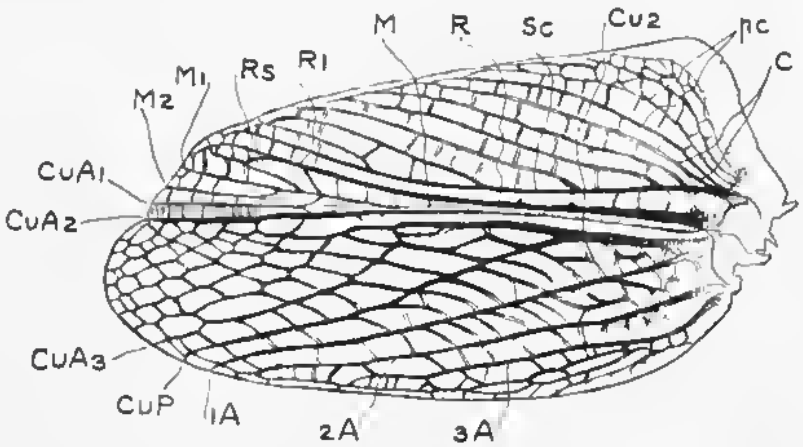

FIG. 59. — *Gryllus campestris* L. (Orthopt.). — Élytre de la femelle. — *pc*, précostale.

429. — Ailes. — Le champ antérieur étroit présente une nervation ordinairement complète. Le secteur de la radiale et la médiane peuvent être plus ou moins réunis à la base. La cubitale est peu ramifiée. Le système formé par les nervures anales est très développé. Dans de nombreux cas les ailes postérieures offrent une *vena dividens* qui forme une côte dans le pli vannal. Ce pli, placé théoriquement entre la cubitale postérieure (CuP) et la deuxième anale (2A) peut être accompagné d'une nervure séparatrice. L'ensemble forme les nervures plicales de Forbes (**159**, fig. 19 et 60).

430. — Articulation basale. — L'articulation des élytres et des ailes avec le thorax est assurée par des sclérites axillaires et deux plaques

Source : MNHN, Paris

médianes. L'ensemble est réuni par une membrane axillaire. Les plaques sont placées entre le deuxième et le troisième axillaires. Le premier et le quatrième axillaires sont articulés avec le tégument thoracique. Le deuxième axillaire assure la liaison entre la base des nervures antérieures. Le troisième axillaire est inféodé aux nervures anales. Un muscle fléchisseur important commande le troisième axillaire.

431. — **Brachyptérisme.** — Dans les groupes qui composent les Orthoptères on observe une tendance marquée à la réduction des élytres en écailles. Cette réduction découvre les ailes postérieures lorsque celles-ci ne sont pas elles-mêmes réduites. Les ailes peuvent s'oblitérer et disparaître complètement dans l'un ou l'autre sexe ou chez les deux. Ces formes brachyptères, microptères ou aptères peuvent avoir, dans certains cas, la valeur de races géographiques.

a) Gryllides

432. — Au repos, les élytres et les ailes sont disposés à plat sur l'abdomen, l'élytre droit ordinairement posé sur l'élytre gauche. Les ailes postérieures, plissées dans toute leur longueur, dépassent souvent les élytres en formant une sorte de queue. Chez une même espèce il peut exister des individus à ailes longues et à ailes courtes.

Les Gryllides diffèrent des Tettigoniides par le grand développement du champ cubital des élytres.

L'appareil stridulant, qui n'existe que chez le mâle, occupe tout l'espace cubital. Il est symétrique, l'élytre supérieur jouant sur l'élytre inférieur et celui-ci sur les ailes postérieures. Cet appareil manque chez certaines formes ailées.

433. — L'appareil stridulant des mâles des Courtilières *(Gryllotalpa)* est différent de celui des autres Gryllides. Il ne comporte pas de miroir. La nervure cubitale est munie en dessous de denticules cornés. Les autres nervures de l'appareil stridulant sont plus simples que chez les Gryllides (fig. 60). La nervure cubitale de l'élytre des femelles est comparable à celle des mâles. D'autres nervures présentent parfois de petits tubercules à la place des denticules des mâles.

434. — *Élytres de la femelle.* — Le bord antérieur montre quelques petites précostales (fig. 59). La nervure sous-costale, longue, est généralement rameuse, la radiale est simple, le secteur radial négligeable est capturé par une médiane divisée à l'apex, formant entre R et Cu le triangle intercalé plissé en éventail. Le champ cubital est très important. Entre CuA1 et CuA2 on trouve sur l'élytre et sur l'aile volante une zone ombrée régulièrement divisée par des nervules également espacées. La nervure cubitale postérieure est ramcuse, et sur les deux ailes s'écarte de la première anale. La nervure cubitale antérieure devient séparatrice.

Source : MNHN, Paris

Toutes ces nervures, assez régulièrement espacées, sont réunies par un réseau serré de nervules transverses.

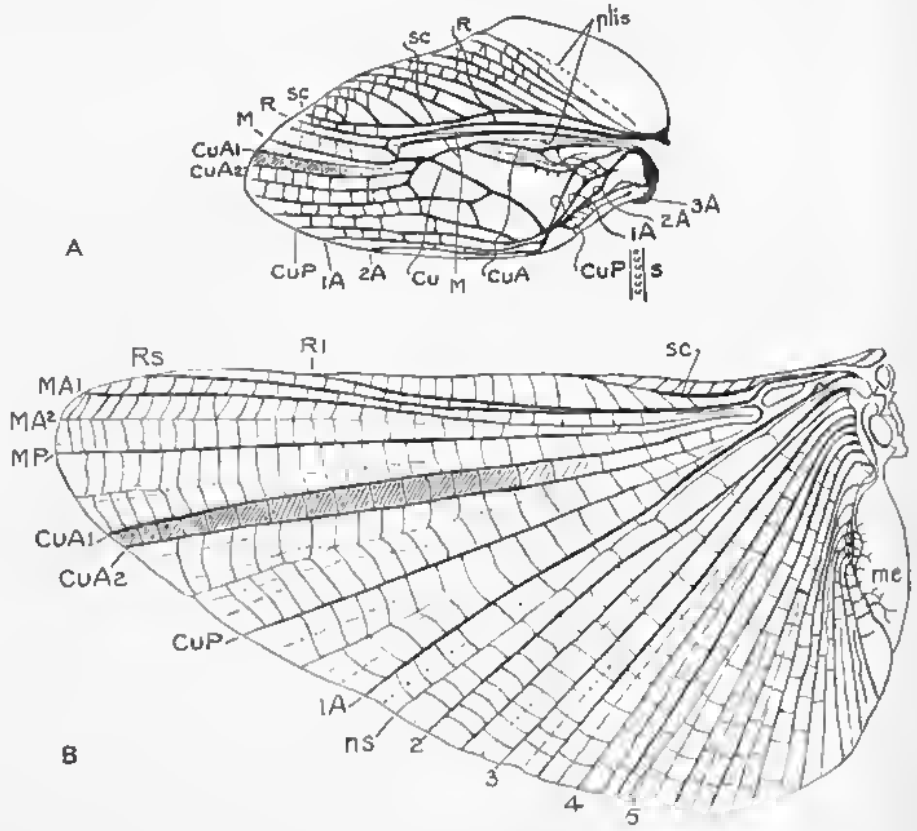

Fig. 60. — *Gryllotalpa gryllotalpa* Lat. (Orthopt.). — A, élytre du mâle. — *Cup. s*, cubitale postérieure et détail de la nervure stridulante. B, aile de la femelle. — *me*, membranule.

b) Tettigonides

435. — Insectes stégoptères. La base de l'élytre gauche recouvre partiellement celui de droite.

L'appareil stridulant est placé à la base des élytres dans les espaces cubital et anal. Sous l'élytre supérieur une nervure renforcée, striée transversalement, forme râpe. Par un mouvement latéral elle attaque les nervures saillantes de l'élytre situé en dessous, près d'une membrane formant appareil résonnant. En frottant ses élytres l'un contre l'autre l'insecte produit un grésillement variable suivant les espèces et le degré de perfectionnement de l'appareil (**356** et fig. 30, A).

Source : MNHN, Paris

436. — L'appareil sonore existe normalement chez les mâles, exceptionnellement chez les femelles (*e.g.* Ephippigères). Dans certaines formes les ailes raccourcies présentent cependant l'organe musical à la base. Les aptères perdent la faculté de stridulation. Il y a cependant des espèces arboricoles, fouisseuses ou cavernicoles, dont les élytres normaux ne présentent plus de trace d'appareil sonore.

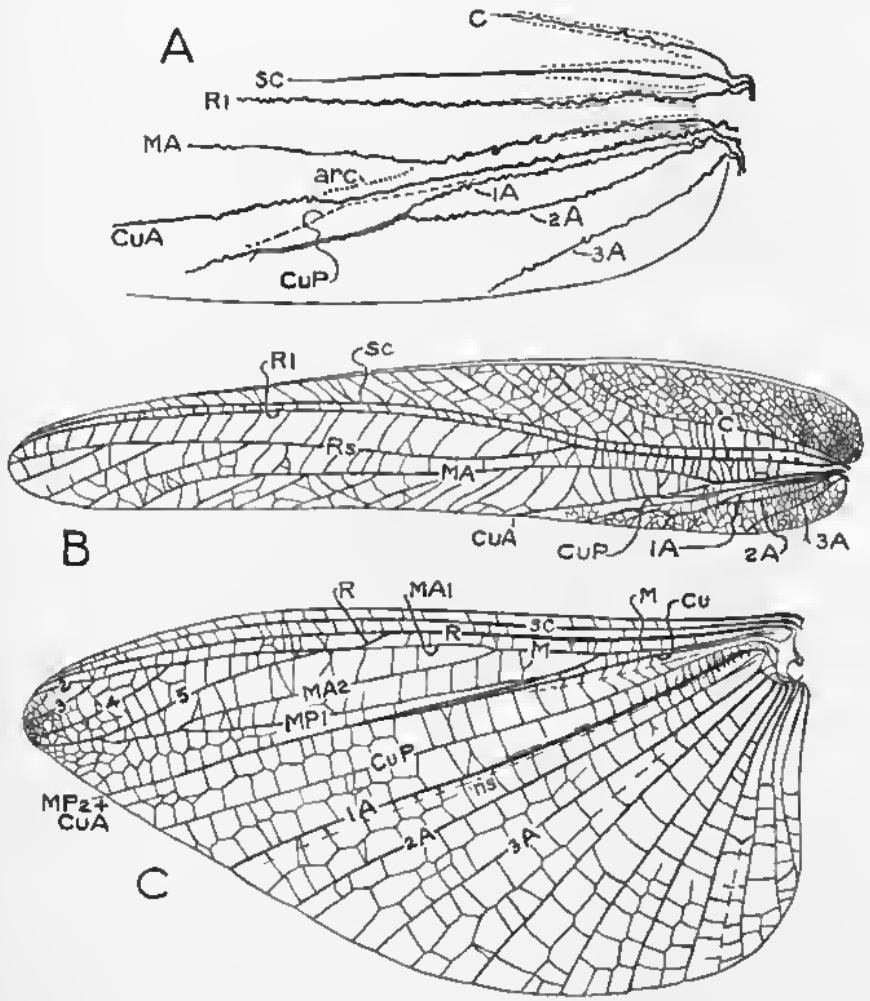

FIG. 61. — *Tettigonia viridissima* (Linné) (Orthopt.). — A, base de l'élytre gauche, montrant le parcours des trachées. — *arc*, *arculus* ; *c*, costale ou pseudo-costale. — B, élytre gauche. — C, aile postérieure. — *ns*, nervure séparatrice.

437. — C'est dans le groupe des Tettigoniides que l'on rencontre les Ptérochrozes, Orthoptères arboricoles extraordinaires dont les élytres, par

Source : MNHN, Paris

mutation et orthogenèse, peuvent représenter des feuilles vertes ou desséchées, qui portent des taches imitant des moisissures et dont les bords déchiquetés simulent des déchirures ou des attaques d'insectes.

La nervure médiane de ces « feuilles animales » est formée par l'étroit rapprochement, soit du secteur de la radiale et de la nervure médiane, soit de la radiale et de son secteur, soit encore de la sous-costale et de la radiale (fig. 35 et 62).

c) Acridiides

438. — Les Acridiides sont des Cælifères. Les ailes antérieures (élytres) sont plus fortement chitinisées que celles des Ensifères. Les élytres sont allongés, étroits, à bords subparallèles. Au repos ils sont repliés sur le corps et disposés en toit, très peu croisés sur la ligne médiane longitudinale et recouvrent les ailes inférieures repliées.

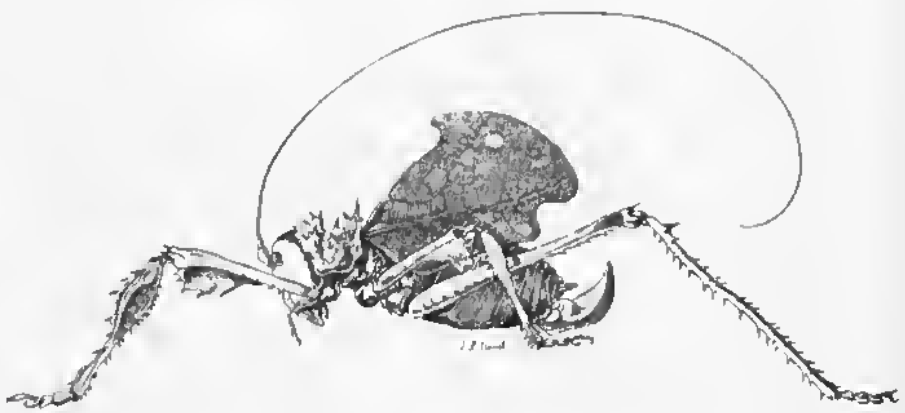

Fig. 62. — *Acridoxena hewaniana* Walk. (Orthopt.) (Dessin de L. M Planet).

L'espace précostal n'est pas dilaté. La nervure sous-costale est simple, la radiale est divisée et son secteur porte plusieurs rameaux. Le champ radial est important. La nervure médiane antérieure peut disparaître. La médiane se divise á sa partie moyenne en deux branches parallèles, dans le champ médian on peut observer la nervure intercalée. La cubitale est dichotomisée, la cubitale postérieure est simple et ordinairement très rapprochée et subparallèle avec la première nervure anale. Le champ jugal est très petit, sans nervures (fig. 63).

439. — Les organes stridulants, lorsqu'ils existent, sont formés par la face interne des fémurs postérieurs qui peuvent râcler une saillie formée par la nervure radiale et son secteur sur les élytres correspondants.

Sur les ailes inférieures le champ antérieur, plus étroit que le champ anal, est légèrement moins coriace que les élytres. Il est soutenu par les

Source : MNHN, Paris

principales nervures longitudinales. La nervure sous-costale est simple. La radiale forme une branche unique avec la médiane à la base. Le secteur radial présente plusieurs rameaux. Les nervures cubitales sont simples et le champ cubital peut se réduire. Le champ anal ou postérieur est membraneux, opalin ou transparent, parfois paré de couleurs vives. Il est limité antérieurement par une nervure logée dans le pli anal *(vena dividens)* qui aboutit à une échancrure marginale. Le champ anal est soutenu par des nervures convexes disposées en éventail. La deuxième nervure anale est souvent divisée.

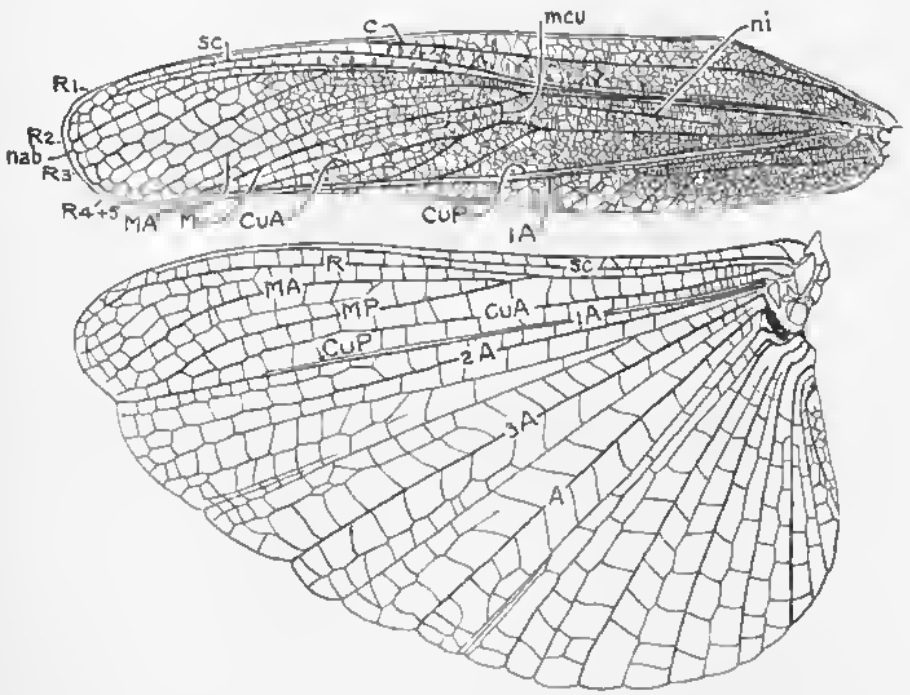

Fig. 63. — *Œdipoda caerulescens* L. (Orthopt.). — *nab*, nervure ambiante; *ni*, nervure intercalée; *mcu*, transverse médio-cubitale.

Références. — Becker : *Rev. Ent. URSS*, XXXVII, 4, 1958. p. 775 (Ontogénie et phylogénie des org. du vol chez les Orth. sauteurs. — Karny : *Arch. Zool.* Torino, XV, 1931, p. 193. — Knetsch : *Arch. Naturg.* Berlin (N. F.), VIII, 1939, p. 1 (org. stridul. et tymp.). — Kramer : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXVII, 1944, p. 167 (morph. alaire). — Ragge : The wing-venation of Orthoptera saltatoria, London (B. M.), 1955. — Sellier : *Ann. Sc. nat.* XVI, 1954, p. 595 (Gryllides). — Snodgrass : *Smiths. Misc. Coll.*, LXXXII, 1929, p. 111 (Orthopt.). — Vignon : *Arch. Mus. Hist. nat.*, V, 1931, p. 57 (Sauterelles-feuilles). — Zeuner : Fossil Orthoptera Ensifera, London (B. M.), 1939, et *Proc. ent. Soc.*, Lond. (B), 1942, p. 18 (Locustopsides).

Source : MNHN, Paris

LES EMBIOPTÈRES
[179, 244, 301]

440. — Les mâles seuls sont ailés. Cependant quelques espèces présentent des mâles aptères. Les ailes délicates, transparentes, légèrement brunies, montrent des bandes claires étendues entre les nervures longitudinales.

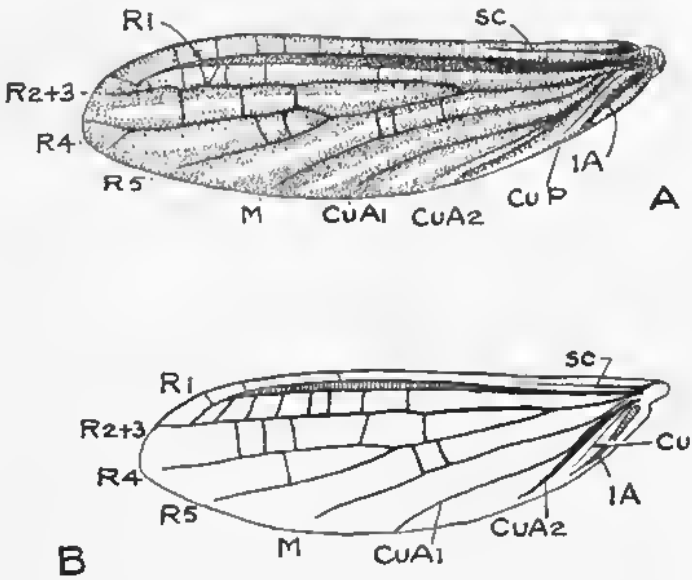

FIG. 64. — *Embia mauritanica* Latr. (Embioptère). — A, aile antérieure montrant les *radiolimbaria* (zones claires). — B, aile postérieure schématique. Les deux ailes présentent les mêmes bandes sombres et claires.

Ces bandes, ou *radiolimbaria*, sont coupées par les nervules transverses. L'alternance des bandes sombres et claires sur toute la longueur donne aux ailes des Embioptères un aspect caractéristique. Les ailes portent des microtriches, des macrotriches et une frange marginale.

Les ailes allongées, étroites ou très étroites à la base, ne sont pas caduques comme celles des Termites. Pendant le repos elles sont repliées de chaque côté de l'abdomen, elles peuvent en dépasser l'extrémité. Les deux paires d'ailes sont semblables.

441. — La nervation, très simple, peut encore s'appauvrir pendant l'évolution. La sous-costale est peu marquée ou vestigiale à l'apex. La nervure radiale est épaissie et son secteur porte trois rameaux. La médiane,

Source : MNHN, Paris

concave (basse), peut être dichotomisée. La cubitale antérieure est ordinairement bifide. La cubitale postérieure est simple (fig. 64).

Un sillon sépare la cubitale du champ anal réduit qui ne porte qu'une nervure.

Nervules transverses nulles ou peu marquées entre R1 et R2 + 3. Quelquefois entre R2 + 3, R4 + 5 et la médiane.

Références. — DENIS ap. GRASSÉ : Traité de Zoologie, IX, Paris (Masson), 1949, p. 723 (bibliogr.).

LES DERMATOPTÉROÏDES

LES DERMAPTÈRES

[91, 187, 200, 254, 318, 321]

442. — Les Dermaptères, Labidoures, Euplexoptères, Forficules ou perce-oreilles, possèdent des ailes antérieures courtes, coriaces, sans nervures apparentes, transformées en élytres, cohérents sur la ligne médiane comme ceux des Coléoptères Staphylinides. Les ailes postérieures sont membraneuses, repliées au repos d'une manière caractéristique sous les antérieures (fig. 25).

Les ailes volantes peuvent manquer polygénétiquement. Les élytres sont parfois soudés entre eux et avec le mésonotum. Ils peuvent également se réduire ou disparaître.

443. — **Caractères alaires particuliers aux Forficules.** — L'élytre des Dermaptères est une courte lame sclérifiée, le champ costal est caréné. A la face inférieure l'articulation est formée par trois sclérites, une tegula et une petite pièce humérale préalaire. Les sclérites axillaires sont réduits sauf le troisième (fig. 65). La nervure sous-costale est confondue avec l'épaississement costal. L'arête qui suit correspond aux nervures dépendant du deuxième axillaire (radiale et médiane). La trace de deux nervures anales est visible au bord postérieur. La première anale présente une plage épineuse dont les denticules sont dirigés en dehors et en arrière. A ce peigne correspondent, sur le métanotum, deux plages épineuses dont les dents, dirigées en sens inverse des denticules, s'entremêlent avec ces derniers et assurent l'immobilité des élytres au repos.

444. — Les ailes postérieures sont grandes, semi-circulaires, transparentes, laiteuses ou opaques. Elles montrent une écaille chitinisée plus longue que les élytres et une partie membraneuse soutenue par de nombreuses nervures. Ces nervures à disposition flabelliforme s'étendent sur toute l'aire anale, à partir d'un point situé au milieu de l'épaississement costal. L'aire

Source : MNHN, Paris

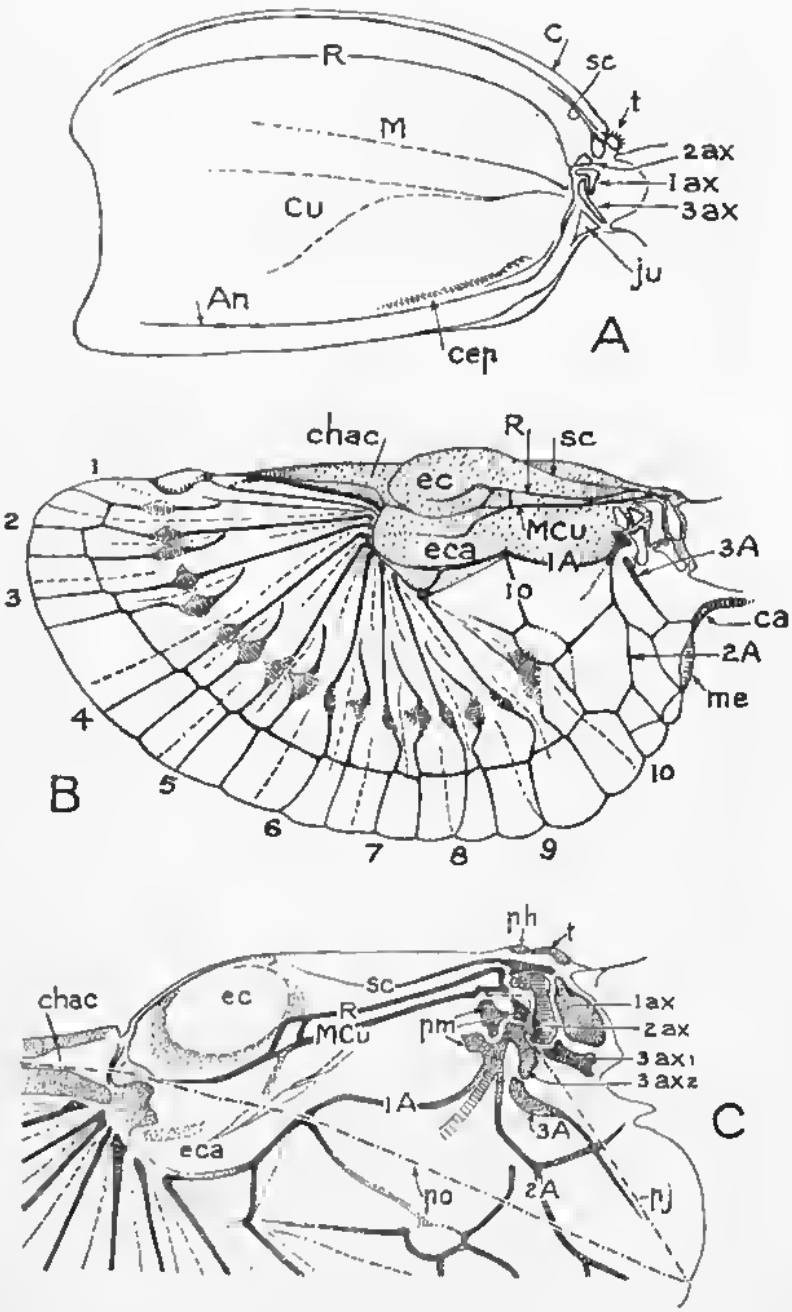

FIG. 65. — Dermaptères. — AB, *Forficula auricularia* L. — A, élytre vu de dessous. — B, aile volante. — C, *Anechura bipunctata* F., écaille et région axillaire. — *ax*, *1*, *2*, *3*, sclérites axillaires; *ca*, cordon axillaire; *cep*, crête épineuse; *chac*, champ apical corné; *ec*, écaille principale; *eca*, écaille accessoire; *ju*, *jugum*; *me*, membranule; *ph*, plaque humérale; *pj*, pli jugal; *pm*, plaques médianes; *po*, pli oblique ou anal; *t*, *tegula*.

Source : MNHN, Paris

préanale, chitinisée (écaille) est réduite et n'offre que deux nervures longitudinales représentant la radiale; la médiane et la cubitale sont confondues. Le champ anal forme l'écaille accessoire (fig. 65 *eca*).

445. — L'aire anale transparente est bordée antérieurement par la première nervure anale, qui limite postérieurement l'écaille accessoire. Une série de dix nervures axillaires sinueuses et autant de secteurs intercalaires chitinisés soutiennent la membrane. Les axillaires et leurs secteurs présentent dans la partie moyenne un élargissement aplati (thyridie) qui permet la pliure. Une série de nervules transverses placées bout á bout, parallèles au bord postérieur de l'aile, réunissent les axillaires rayonnantes.

446. — Lorsque l'insecte ramène l'aile postérieure sous l'élytre, la partie membraneuse se plisse en éventail et se place sous la partie chitinisée. Cette partie membraneuse se plie une seconde seconde fois au milieu, au niveau de l'élargissement des nervures et de leurs intercalaires, et la moitié apicale se place sous la partie basale. L'aile postérieure pliée représente trois parties superposées, l'écaille étant seule visible de dessus (voir aussi **187** et fig. 25).

447. — **Articulation basale.** — Comme celle de l'élytre l'articulation de l'aile comprend deux séries de sclérites axillaires, une série externe et une série basale, beaucoup plus développée, plus la tegula et la plaque humérale (fig. 65).

La série externe, en relation avec la base des nervures, comprend trois plaques médianes articulées avec le deuxième axillaire et avec la partie antérieure du troisième axillaire (3Ax2) (**107**, **115**).

La série basale, qui réunit le système précédent au thorax, est formée par le premier sclérite axillaire qui représente la pièce maîtresse, et par la partie postérieure du troisième axillaire (fig. 65).

Toutes ces pièces sont fixées sur une membrane épaisse et souple qui permet la liberté des mouvements.

Références. — Henson : *Proc. ent. Soc.* Lond., A, XXVI, 1951, p. 135 (ailes). — Verhoeff : *Arch. Natg.* Berlin, A, LXXXIII, 1917-19, p. 23 (nerv. et plis).

Source : MNHN, Paris

LES PARANÉOPTÈRES

448. — Les Paranéoptères comprennent des insectes broyeurs ou suceurs dont les ailes sont remarquables par un champ anal rétréci ne portant plus qu'une nervure simple, exceptionnellement ramifiée. Ils peuvent être munis d'un appareil de couplage des ailes, souvent d'un instrument sonore et toujours d'organes tympanaux.

Les Paranéoptères sont des Hémiptéroïdes qui renferment les Psocoptères, les Hétéroptères, les Homoptères et les Thysanoptères.

LES HÉMIPTÉROÏDES

LES PSOCOPTÈRES
[269, 288, 291]

449. — Les Psocoptères ou Copéognathes sont munis de quatre ailes membraneuses, presque toujours disposées, au repos, en toit sur l'abdomen. Les ailes antérieures, plus grandes que les postérieures, dépassent généralement l'apex de l'abdomen. Les ailes postérieures sont dépourvues de champ anal. La membrane, ordinairement glabre, ne montre que de petites aspérités chitineuses serrées, disposées régulièrement. Elle peut porter des écailles, parfois mêlées de microtriches. Les nervures faibles sont glabres ou munies de macrotriches ou d'écailles fines disposées en séries.

450. — La nervation est simple. L'épaississement costal, ou nervure ambiante, entoure l'aile (fig. 66 *nab*). La nervure sous-costale est réduite, souvent nulle dans les ailes postérieures. La radiale convexe (R1) est simple. Elle limite un pterostigma qui peut être épaissi et pigmenté, traversé par des nervules transverses. Ce pterostigma est réduit ou nul sur l'aile postérieure.

Le secteur radial est bifurqué en principe. Ses rameaux (R2 + 3 et R4 + 5) peuvent être également divisés, reliés à la médiane ou fusionnés avec elle. Exceptionnellement le secteur de la radiale est rattaché au pterostigma par une transverse qui peut être la base des fourches du secteur. La nervure médiane est trifurquée, confondue avec la cubitale sur le tiers basal dans une branche commune (fig. 66).

451. — Les Psocoptères présentent deux cubitales : la première (CuA1) limite une cellule, l'aréole postérieure, libre ou rattachée à la médiane.

Source : MNHN, Paris

La deuxième cubitale (Cu P), fine, peut être libre sur tout son parcours, mais souvent elle peut être réunie à l'apex à la première anale (1A). Cette jonction, sur le bord postérieur de l'aile, forme le *nodulus.*

Le champ anal, étroit, est soutenu par une ou deux nervures anales.

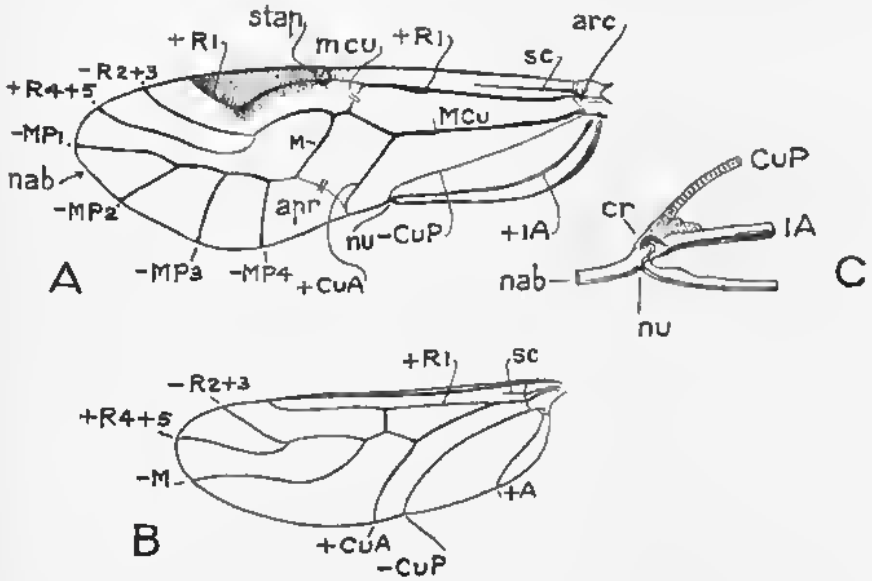

FIG. 66. — *Psococerastis gibbosus* Sulz. (Psocopt.). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure. — C, appareil d'accrochage de l'aile antérieure placé sur le *nodulus (nu).* — *apr,* aréole postérieure; *arc,* arculus; *cr,* crochet; *nab,* nervure amblante; *nu, nodulus; stap,* stigmapophyse. Le signe = placé sur une nervure indique une transverse.

Les nervules transverses sont réduites ou nulles. Les « transverses » sont souvent des sections de nervures longitudinales qui présentent des confusions ou des courbures particulières. La transverse placée à la base de l'aile supérieure, entre R1 et MCu, a été désignée improprement sous le nom *d'arculus.*

452. — Couplage des ailes. — Les Psocoptères présentent deux modes d'accrochage des ailes antérieures aux postérieures dans la position de repos ou de vol. L'appareil de coaptation alaire dans l'état de repos est formé par un épaississement de l'angle interne du pterostigma, la stigmapophyse, qui reçoit l'épaississement costal de l'aile postérieure.

L'organe qui réunit les ailes pendant le vol est formé par un crochet ou une série d'épines placées à l'extrémité de la cubitale postérieure et qui peut retenir la costale de l'aile postérieure.

453. — Chez les Psocoptères les réductions alaires, brachyptères ou microptères peuvent être héréditaires et affectent surtout les femelles, ou sont déterminées par des phénomènes chimiques ou psychiques. Les

Source : MNHN, Paris

modifications de l'appareil de vol entraînent une atrophie plus ou moins marquée des muscles moteurs, et par conséquent de la courbure thoracique.

Références. — Badonnel : Faune de France, XLII. Psocoptères, Paris (Lechevalier), 1913, et Traité de Zoologie (Grassé), t. X, p. 1310.

LES HÉTÉROPTÈRES
[91, 222, 250, 251, 261, 292, 355]

454. — Les deux ailes n'ont pas la même consistance. L'aile antérieure, dont la partie apicale est membraneuse et la partie basale cornée, forme un hémélytre. Pendant le repos les hémélytres sont disposés à plat sur la face tergale de l'abdomen, leurs parties membraneuses croisées. Ils recouvrent les ailes postérieures plus courtes, uniformément membraneuses, qui ne sont jamais plissées. Mais le champ anal plus développé peut être plié longitudinalement et rabattu sous le remigium.

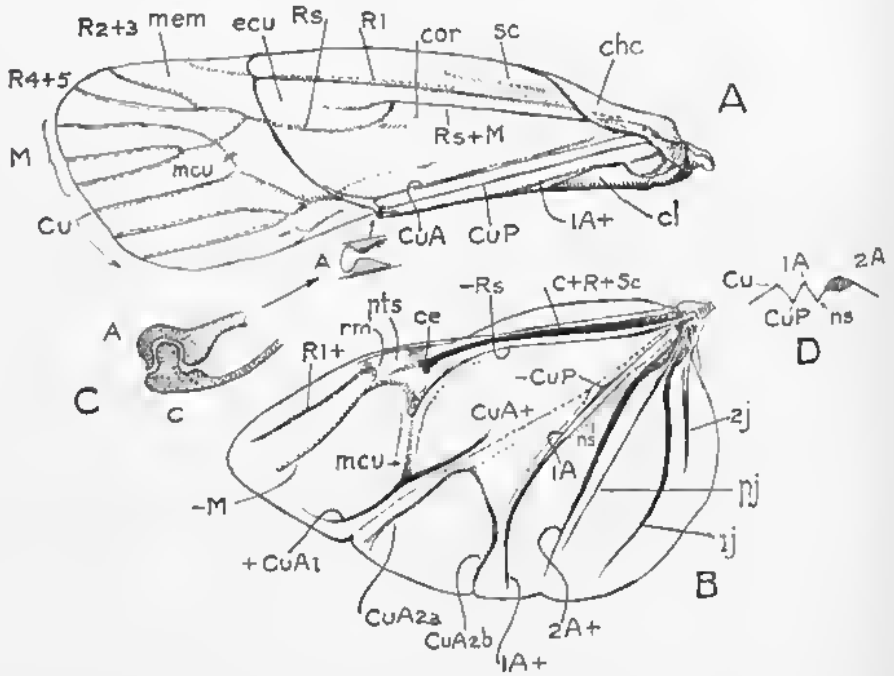

Fig. 67. — *Palomena prasina* Linné (Hétéropt.). — A, hémélytre droit vu par dessous. — B, aile gauche. — C, appareil d'accrochage; *A*, anale de l'hémélytre; *C*, costale de l'aile volante. — D, coupe schématique de la *vena dividens*; *c*, césure; *chc*, champ costal; *cl*, *clavus*; *cor*, corie; *ecu*, emplacement du *cuneus*; 1, 2 j, nervures jugales; *mcu*, transverse médio-cubitale; *mem*, membrane; *ns*, nervure séparatrice; *pf*, pli jugal; *pts*, pterostigma.

Source : MNHN, Paris

455. — Hémélytres. — Les hémélytres ou *tegmina*, plus ou moins développés, présentent une partie sclérifiée qui comprend le *clavus* (champ anal) et la corie, qui correspond au remigium. Ces deux régions sont séparées par la nervure cubitale postérieure, suture clavale *(vena dividens)* concave (250).

Chez les Pléoïdes, à la base de la marge costale de l'hémélytre, on trouve une petite pièce triangulaire, le *clavulus*, séparé de la corie par une suture. Cette pièce paraît correspondre à *l'embolium* des Notonectes et des Corises, bande étroite de la corie qui borde la costale. Le mot embolium désigne parfois la cellule costale.

Les Tingitides portent des hémélytres à structure réticulée caractéristique. Les éléments sont confondus et complètement aréolés.

456. — Les hémélytres portent une nervation particulière. La nervure sous-costale peut être indépendante, elle est parfois contigüe au bord antérieur de l'aile (Nabiides, Lygaeides); elle peut se confondre avec l'épaississement costal (Capsides), ou se réunir avec la radiale pour dilater la marge costale (Corises).

La médiane antérieure convexe est indistincte. Les nervures radiale et médiane, concaves, proviennent souvent d'une tige commune. La radiale et la médiane sont largement confondues chez les Capsides : elles sont distinctes antérieurement chez les Corises. La médiane postérieure des Capsides limite le *cuneus*.

La médiane basse est bifurquée ou trifurquée comme la cubitale antérieure chez les Nabiides et les Lygaeides.

La cubitale postérieure (CuP) se confond avec la suture du clavus comme chez les Capsides. C'est la *vena dividens* concave. Sur la corie la nervure la plus proche de la suture clavale, qui se prolonge sur la membrane pour y limiter les aréoles, se nomme *brachium*.

La nervure anale traverse le disque du clavus. Il y a deux nervures anales chez les Nabiides et les Lygaeides.

457. — La membrane des hémélytres porte des nervures longitudinales généralement formées par des ramifications des branches de la médiane et de la cubitale antérieure. Cette membrane peut présenter 6-8 longitudinales (Pentatomides et Pyrrhocorides), parfois avec de nombreuses ramifications. Les nervures sont réduites à cinq chez les Lygaeides. La membrane des hémélytres des Scutellérines Plataspidiens est très allongée. Elle peut se replier transversalement.

458. — Ailes membraneuses. — Les ailes des Hétéroptères portent une nervure sous-costale le long de la marge antérieure. La sous-costale peut être coalescente avec la costale ou la radiale dans sa moitié basale. La médiane antérieure manque, la postérieure est visible jusque dans la partie moyenne de l'aile. La cubitale est indépendante sur toute sa longueur, mais peut être réunie à la médiane par une transverse. L'aire anale, réduite, peut être exceptionnellement plissée.

459. — Coaptations. — L'aile postérieure est accrochée à l'hémélytre au moyen d'un dispositif situé au niveau de l'extrémité du clavus. Elle

Source : MNHN, Paris

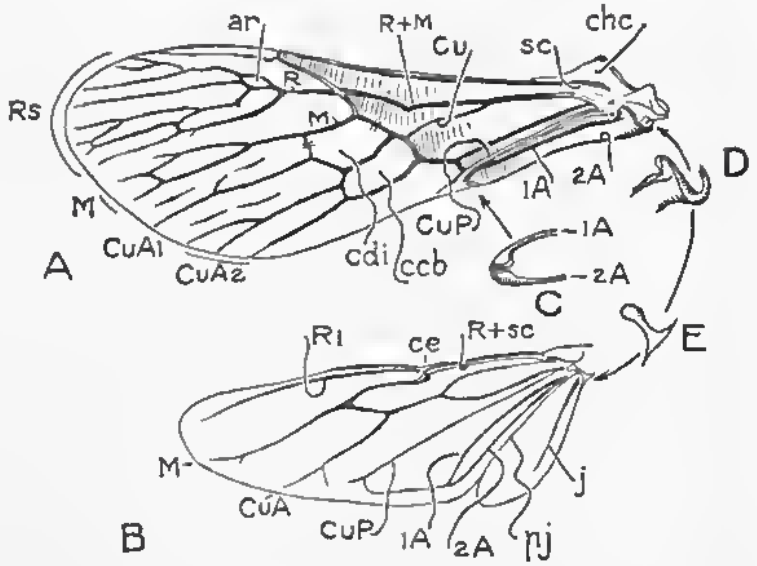

Fig. 68. — *Phymata erosa* L. (Hétéropt.). — A, élytre. — B, aile volante. — C, pince d'accrochage formée par les extrémités des anales. — D, gouttière de la base de l'aile formée par la dilatation de la 2e anale. — E, bouton dépendant de la base de la nervure jugale, permettant l'accrochage avec la gouttière D. — *ar*, aréole; *ccb*, cellule cubitale; *cdi*, cellule discale; *ce*, césure; *chc*, champ costal; *j*, nervure jugale; *pj*, pli jugal. Le signe = indique les nervures transverses.

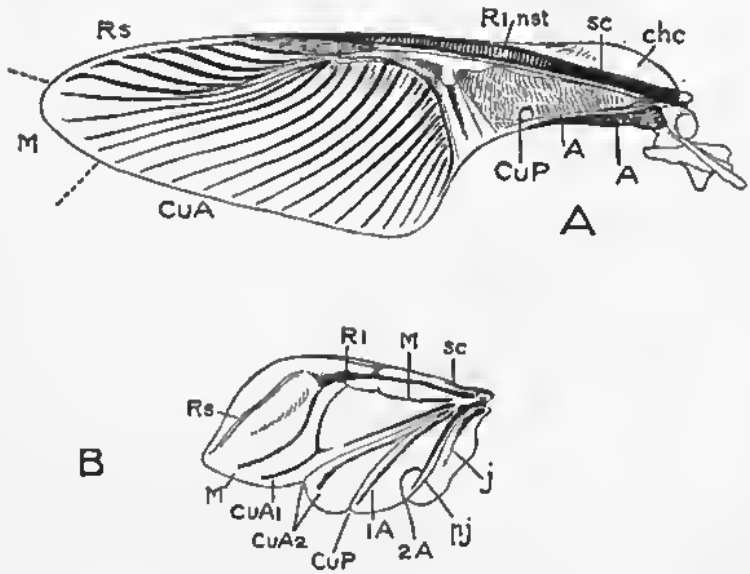

Fig. 69. — *Niamia Bantu* Schout. (Hétéropt.). — A, aile antérieure (hémélytre). — B, aile postérieure dessinée au même grossissement que l'aile antérieure. — *chc*, champ costal; *j*, nervure jugale; *pj*, pli jugal; *R1*, *nst*, nervure stridulante (nervure radiale).

Source : MNHN, Paris

présente un petit bourrelet qui s'engage sous l'aile antérieure, dans une gouttière bordée de dents serrées disposées en peigne.

La partie basale de la médiane, avant le niveau de la transverse MCu, est nommée *hamus*. Le hamus est ordinairement un crochet, un éperon ou une nervure courte, pointue et saillante, dans le milieu de la cellule de l'aile postérieure *(Ranatra)*.

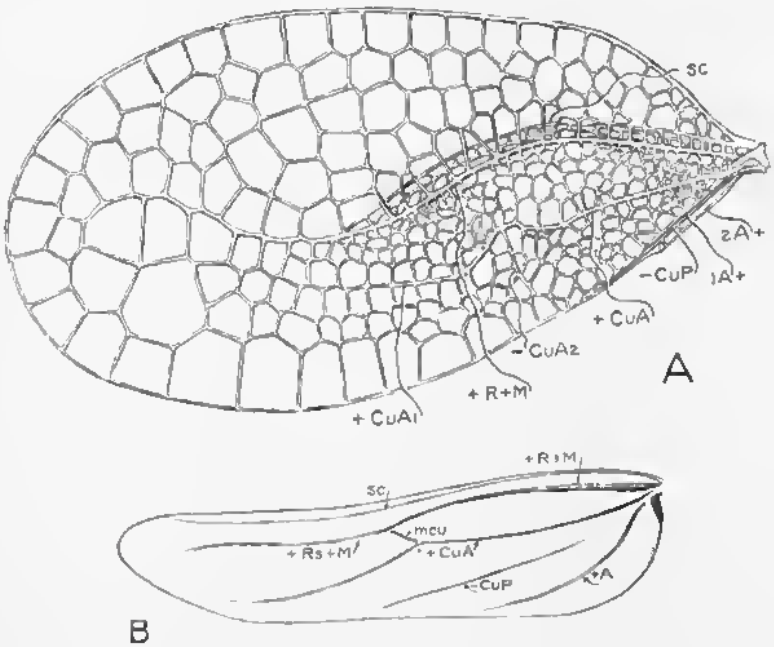

Fig. 70. — *Stephanitis Rhododendri* Horvath (Hétéropt.). — A, élytre. — B, aile; dessinés à la même amplification. — *sc*, sous-costale formant une crête sur la nervure radio-médiane.

460. — Le *Naucoris maculatus*, qui est dépourvu d'ailes volantes, montre cependant à la face inférieure des hémélytres la brosse d'accrochage qui, normalement, devrait attacher les ailes pendant le vol. Au repos les hémélytres sont unis au corps par divers dispositifs.

La coaptation scutellaire est assurée par le scutellum, creusé latéralement d'une gouttière qui reçoit le bord élytral correspondant.

La coaptation du bord externe des hémélytres avec le thorax s'observe chez quelques espèces aquatiques. La plaque subcoxale mésothoracique porte un bouton chitineux qui pénètre à frottement dans une cavité creusée dans le bourrelet marginal de l'hémélytre. Deux crochets s'agrafent chez les Corises. Chez les Népides les paratergites forment une crête qui s'engage dans une gouttière de la marge costale permettant une étroite adhésion des élytres avec le corps.

La coaptation des hémélytres entre eux est réalisée par la superposition des clavus au niveau de leur jonction (**309, 316, 320**).

Source : MNHN, Paris

461. — Polymorphisme. — Le polymorphisme alaire est dominé par des facteurs héréditaires complexes. Le *Didymocephalus curculio* présente dans une même population des macroptères, des brachyptères et des microptères (**272**). De nombreuses espèces (*Leptoterna*, *Phytocoris varipes*, Réduvides) présentent également des variations intraspécifiques intéressant la longueur des ailes; c'est un dimorphisme sexuel : les mâles peuvent être ailés, les femelles sont microptères — ou un polymorphisme pœcilandrique : les mâles sont ailés et microptères, les femelles microptères — ou pœcilogynique : les mâles sont macroptères et les femelles macroptères, brachyptères ou microptères (**284, 288**).

L'aptérisme est rarement total. Il persiste presque toujours des moignons d'hémélytres qui peuvent être masqués par le pronotum. La punaise des lits porte des hémélytres réduits à de petites écailles. Chez certaines espèces on ne connaît que la forme brachyptère (**300, 301**).

462. — Vol. — Il est faible et de courte durée (**368**). Quelques espèces d'Hénicocéphales se réunissent le soir en groupes, ou volent en plein soleil, auprès des arbres abattus, à la manière des Mouches *Fannia*, des Nématocères danseurs ou des Ephémères.

Appareil stridulatoire (**366**).

Références. — Carayon : *Bull. Soc. zool.* Fr., LXIX, 1944, p. 87. (polymorph.). — Hoke : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XIX, 1926, p. 13 (nervation). — Jeannel : *Ann. Soc. ent. Fr.*, CX, 1941, p. 278 (nervation des Hénicocephales). — Leston : *Ent. mon. Mag.*, XC, 1954, p. 49 et *Proc. zool. Soc.*, Lond., CXXVIII, 1957, p. 369 (stridul. bibliogr.). — Mazza et Jorg : *Univ. B. Aires, Mis. Est. Pat. reg. Arg.*, nº 43, 1940, p. 73, et *Physis*, XVII, 1939, p. 245 (nerv. hémélytrale des Triatomes). — Tanaka : *Annol. Zool. Jap.*, II, 1926, p. 33 (homologies des nervures). — Poisson ap. Grassé : Traité de Zoologie, X, Paris (Masson), 1951. — Usinger : *Ann. Mus. Congo*, Tervuren (Zool.), 1954, I, p. 540 (strid. Aradides).

LES HOMOPTÈRES

[50, 153, 175, 182, 222, 261, 286, 308, 328, 353, 371]

463. — Les Homoptères portent habituellement quatre ailes membraneuses, parfois très grandes. Les ailes antérieures épaissies s'observent chez les Cercopides et quelques Fulgorides. Elles peuvent ressembler à des élytres. Certaines familles (*e.g.* Cicadides) sont munies d'ailes épaissies à la base. Cette corie, limitée par une ligne transverse, est comparable à l'hémélytre des Hétéroptères. Les Derbides portent des ailes découpées en dents de scie au bord postérieur (fig. 33).

Pendant le repos les ailes sont repliées en arrière et disposées en toit sur le corps (insectes stégoptères). Les ailes postérieures fines et délicates,

Source : MNHN, Paris

plus courtes que les antérieures, peuvent se replier partiellement et sont cachées par celles-ci (**189, 247**). Les Coccides et les Phylloxérides disposent leurs ailes l'une sur l'autre, en ciseaux, à plat sur la face dorsale de l'abdomen.

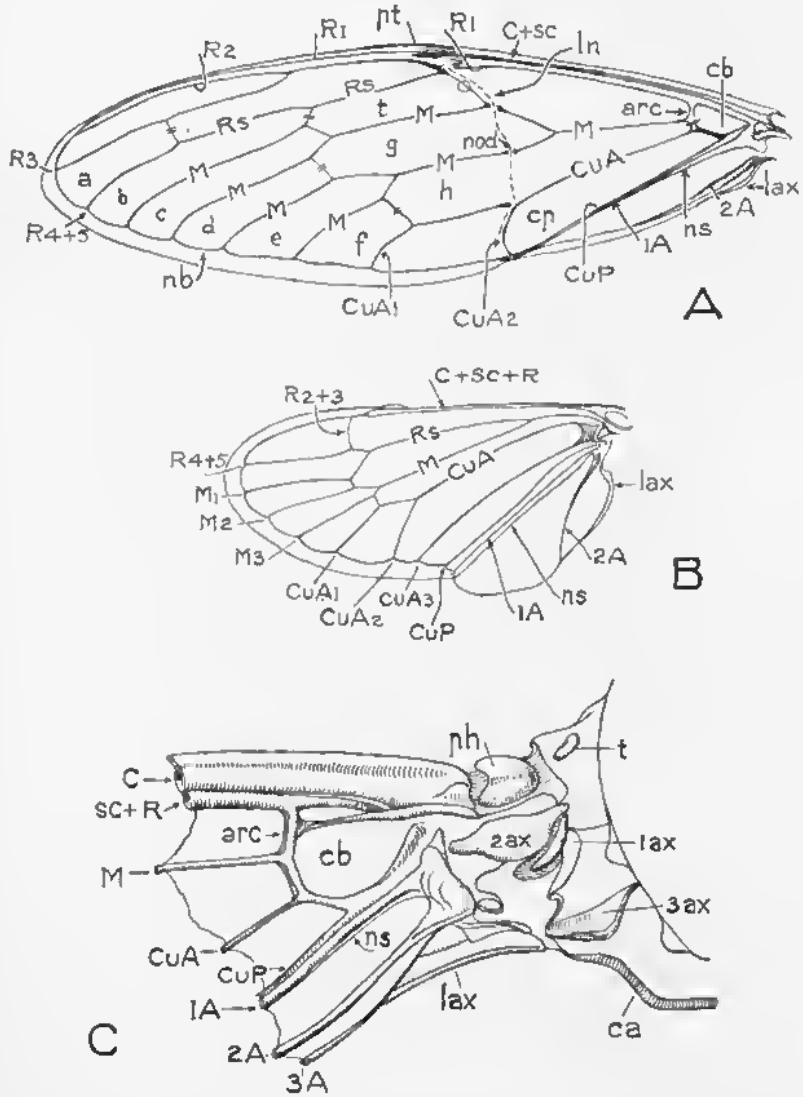

Fig. 71. — *Proarta insignis* Distant (Homopt.). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure; dessinées à la même échelle. — C, articulation basale de l'aile antérieure. — *abcdef*, cellules apicales; *arc*, *arculus*; *ax*, sclérites axillaires; *ca*, cordon axillaire; *cb*, cellule basale; *cp*, cellule proximale; *CuP*, cubitale postérieure (nervure brachiale); *lax*, limbe axillaire; *ln*, ligne nodale; *nb*, nervure bordante; *nod*, nodule discoïdal; *ns*, nervure séparatrice; *ph*, plaque humérale; *t*, *tegula*; *t.g.h.*, cellules intermédiaires (discoïdales). — Le signe = indique les nervules transverses antéapicales; le signe ○ indique les nervules transverses intermédiaires.

Source : MNHN, Paris

464. — Les ailes transparentes, opalescentes ou enfumées, peuvent être tachées ou parées de couleurs vives agréablement disposées. Certains Homoptères ressemblent à des papillons par la magnifique coloration de leurs ailes antérieures. Les ailes peuvent être couvertes d'une pruinosité cireuse blanche secrétée par les glandes particulières (**347**).

465. — Le schéma de la nervation des ailes d'un Homoptère peut se réduire à ce qui suit : la sous-costale peut être libre. La radiale, cohérente à la base avec son secteur, se divise souvent en deux branches apicales

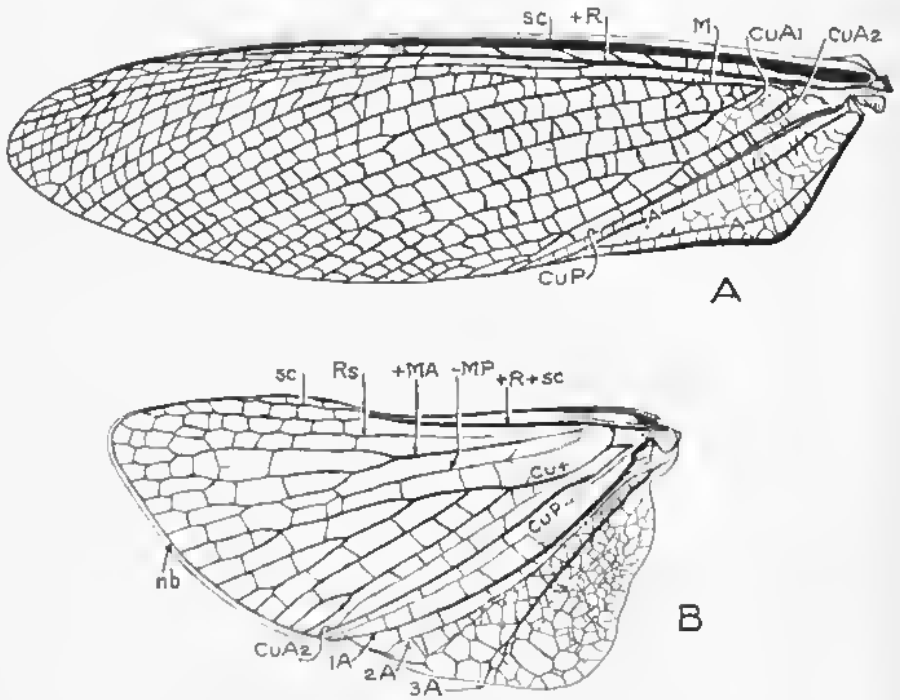

Fig. 72. — *Pterodictya ephemera* Fabr. (Homopt.). — *nb*, nervure bordante.

convexes pour limiter un pterostigma (**228**). Les rameaux du secteur radial, plus ou moins nombreux, peuvent se réunir à la première branche de la médiane. Les nervures radiale et médiane sont souvent confondues sur une grande partie de leur longueur. La médiane que l'on observe habituellement est une nervure concave. La médiane antérieure convexe disparaît chez de nombreuses espèces, soit sur l'aile antérieure, soit sur l'aile postérieure, ou sur les deux. La médiane postérieure concave, libre à la base, peut se diviser dans la région distale en quatre rameaux ayant des connexions avec ceux du secteur de la radiale ou les branches antérieures de la cubitale.

466. — La cubitale antérieure convexe (CuA1) est libre à la base, sauf parfois une légère anastomose avec la cubitale postérieure. La cubitale postérieure (CuP) est concave et simple. Elle peut se rapprocher de la pre-

Source : MNHN, Paris

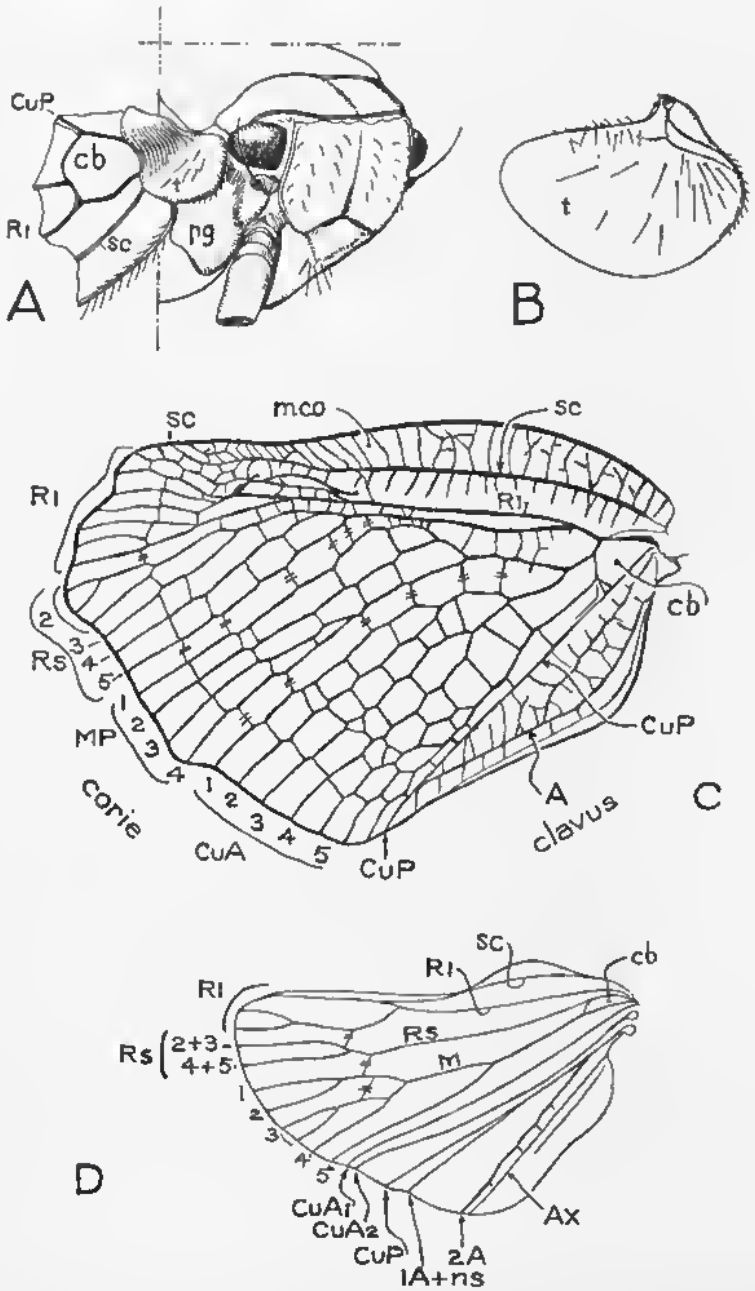

Fig. 73. — *Epitemna africana* F. (Homopt.). — A, tête et attache de l'aile droite vues de trois quarts, montrant le patagium, la tegula et la base de l'aile. — B, *tegula* très grossie. — C, aile supérieure gauche. — D, aile inférieure gauche. — *Ax*, nervure axillaire (3e anale); *cb*, cellule basale; *mco*, membrane costale; *ns*, nervure séparatrice; *pg*, *patagium*; *t*, *tegula*. Le signe = placé sur une nervure indique une transverse.

Source : MNHN, Paris

mière anale et d'une nervure séparatrice comme chez certains Orthoptères. C'est alors l'élément principal de la dépression vannale ou *vena dividens*. Cette dépression formée de trois nervures (CuP, 1A et nervure séparatrice), ou seulement par la cubitale postérieure basse, limite antérieurement le clavus qui forme la région anale de l'aile (**159**, **211**, fig. 74).

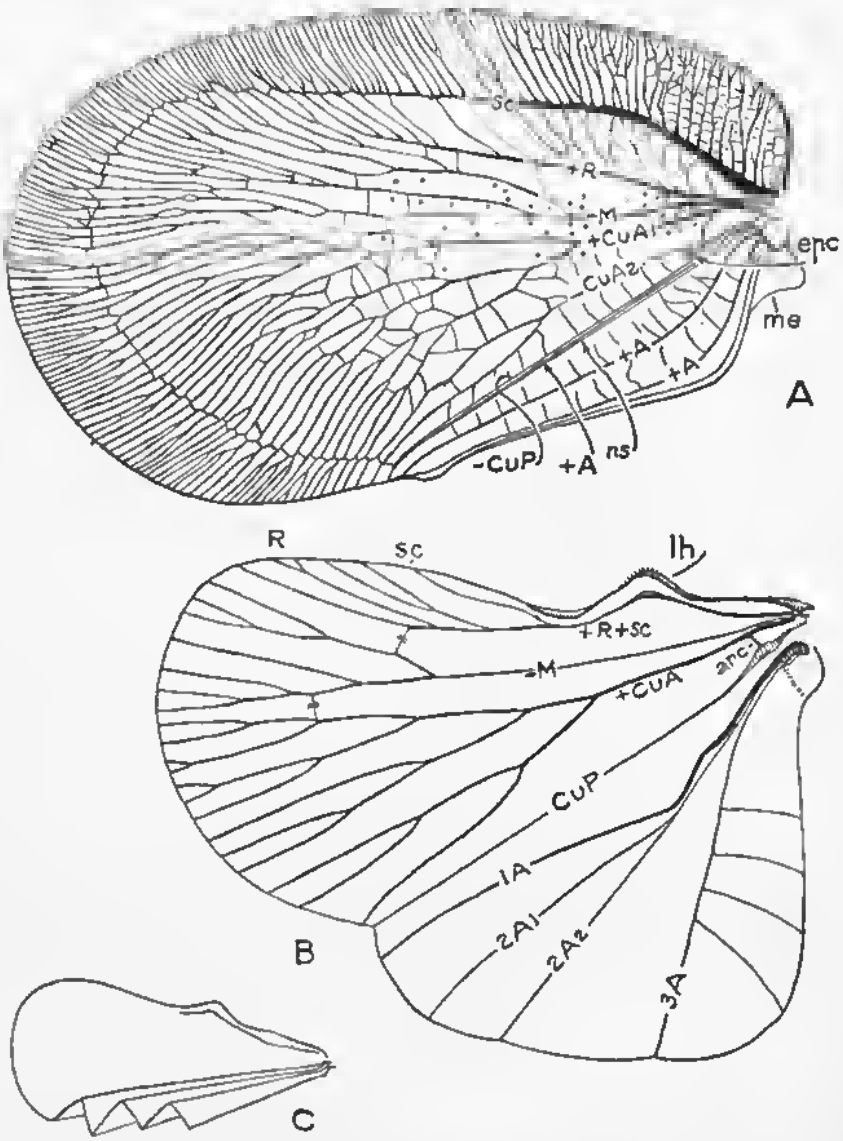

Fig. 74. — *Phromnia marginella* Oliv. (Homopt.). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure. — C, pliure de l'aire anale de l'aile postérieure. — *arc*, *arculus* ; *epc*, épine cubitale ; *lh*, lobe huméral ; *me*, membranule ; *ns*, nervure séparatrice. — Les points figurés dans la région discale de l'aile antérieure indiquent l'emplacement des pores des glandes cirières.

Source : MNHN, Paris

Le champ anal est étroit sur les ailes antérieures, parfois élargi sur les ailes postérieures *(Phromnia)*. Il porte théoriquement deux nervures anales convexes, parfois confnndoes sous le nom d'axillaires.

Le champ jugal est réduit ou nul.

467. — La présence d'une nervure parallèle á la marge externe de l'aile est particuliére à certains Homoptéres. Cette nervure bordante est formée par les extrémités recourbées des nervures longitudinales. On peut l'observer sur les deux ailes ou sur l'aile postérieure seulement, chez les Cigales, les Jassides, les Cercopides et les Aethialonides. Chez les Fulgorides cette ner-

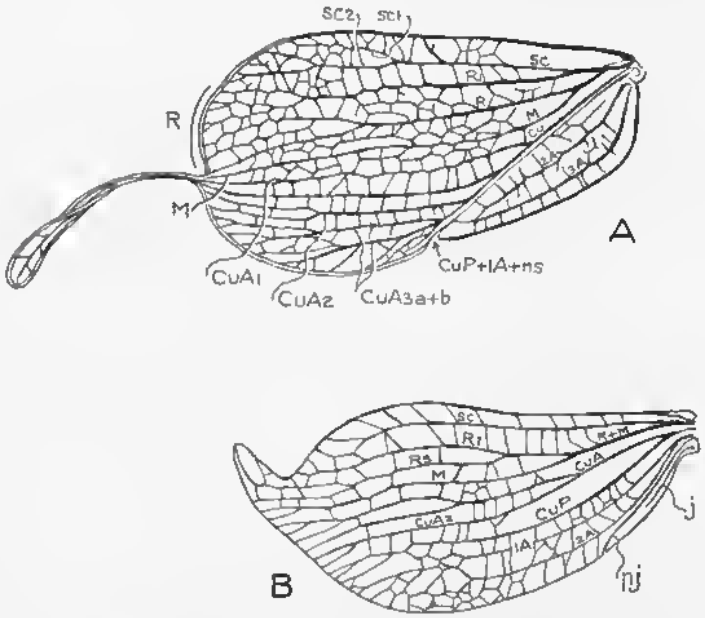

Fig. 75. — *Ancyra appendiculata* Westw. (Homopt. Eurybrachide). — A, élytre. — B, aile. — *CuP + 1A + ns, vena dividens; j*, nervure jugale; *pj*, pli jugal.

vure repoussée sur les bords de l'aile forme une nervure ambiante. Il n'existe théoriquement que deux transversales, une radio-médiane et une médio-cubitale, mais pratiquement leur nombre est beaucoup plus grand et peut être indéfini chez les Fulgorides. Les transverses peuvent former un réseau serré (fig. 72).

468. — Ailes antérieures. — La forme des ailes antérieures ou supérieures dépend de l'importance de la nervation. La nervation la plus complexe s'observe chez les Flattides et les Fulgorides, dont les nervures longitudinales présentent de nombreuses bifurcations qui peuvent donner l'aspect réticulé d'une aile de Névroptère (fig. 72).

L'épaississement costal peut entourer l'aile jusqu'à l'intersection de la nervure anale. Les nervures sous-costale, radiale et médiane peuvent être

Source : MNHN, Paris

confondues à la base dans un tronc commun. Au contraire certains Membracides portent une sous-costale libre à la base, confondue avec la costale sur une grande longueur, et qui devient libre à l'apex de l'aile, pour rejoindre un rameau de la radiale. La radiale, libre à la base, peut se ramifier à l'extrémité. Dans d'autres cas la sous-costale et la radiale sont confondues à la base jusqu'à la partie moyenne de l'aile, comme la médiane et la cubitale. Ces quatre nervures forment deux groupes. Elles peuvent se réunir pour former des cellules discales qui émettent des rameaux secondaires.

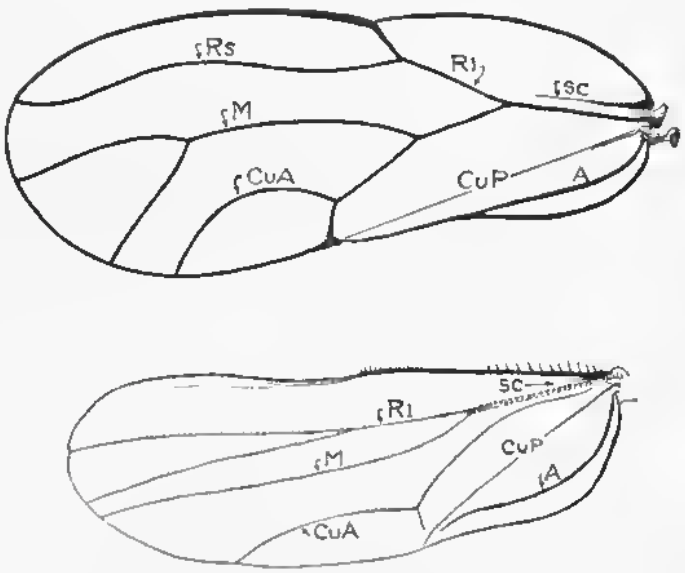

Fig. 76. — *Psylla pyricola* Forst. (Homopt. Psyllide).

469. — Chez certaines Cigales une ligne médiane, sillon nodal ou charnière costale, traverse l'aile pour délimiter une corie basale parfois plus épaisse que la membrane apicale (fig. 71). Chez quelques espèces la ligne nodale n'est indiquée que par une série de ruptures des nervures principales, ou par un point sur les deux branches de la médiane (**174, 252**).

Un sclérite écailleux *(tegula)* est attaché au mésonotum des Fulgorides; il recouvre les axillaires supérieurs (fig. 73). Cette tegula disparaît chez les Cicadiformes.

470. — L'aile antérieure des Aphidides ne présente qu'une nervure longitudinale. Cette nervure est formée par la coalescence de la sous-costale, de la radiale et de la branche commune médio-cubitale. Ces nervures forment un pterostigma qui donne le secteur radial réduit à un rameau, la médiane avec trois rameaux au plus, et les deux cubitales antérieure et postérieure simples, non bifurquées. Il n'y a pas d'autres nervures. Le clavus est nul. La nervure anale est parallèle au bord de l'aile.

Source : MNHN, Paris

Les nervures transverses sont très nombreuses sur les ailes antérieures des Ricanides, *Epitemna* (fig. 73), Eurybrachides *(Ancyra)* (fig. 75), Fulgorides *(Pterodictya,* dont l'aile ressemble à celle de la Mante *Manloïdes,* fig. 72).

471. — Ailes postérieures. — L'aile postérieure des Homoptères est membraneuse, quelquefois colorée chez les Cigales et les Fulgores, étroite, décolorée ou élargie et laiteuse, à forme extraordinaire chez les *Tettigometra.* Le champ anal peut être élargi et le jugum très développé (Jassides, fig. 28).

Les ailes postérieures sont pourvues d'une nervation comparable à celle des ailes antérieures, ordinairement plus simple. La nervure sous-costale est courte et plus ou moins rapprochée de la radiale. La radiale est simple et peut se diviser ou se bifurquer à l'extrémité pour former un pterostigma ou une aire solide. Ce pterostigma, muni de crochets ou d'un appareil de coaptation, peut s'adapter au bord postérieur de l'aile antérieure.

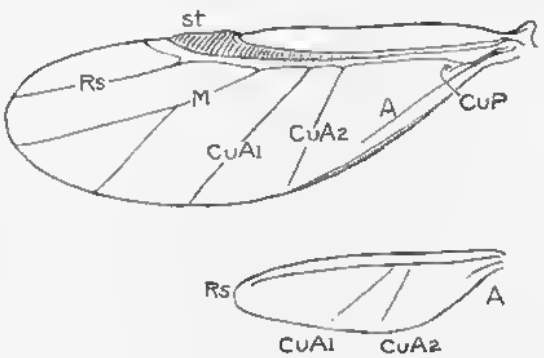

FIG. 77. — *Pemphigus bursarius* L. (Homopt. Aphidide), *st, stigma.*

La dépression vannale occupée par la nervure cubitale postérieure est plus marquée que sur les ailes antérieures.

Le champ anal, souvent élargi, peut être au repos rabattu en dessous, ou se replier partiellement comme un éventail (*Phromnia,* fig. 74).

Les nervures transverses sont moins nombreuses.

472. — Chez les Aphidides l'aile postérieure est plus courte que l'antérieure. Elle porte une nervation plus simple. La radiale est la souche de deux nervures simples, la médiane et la cubitale antérieure (fig. 77).

Les mâles des Coccides seuls sont ailés. L'aile postérieure, réduite ou nulle, est ordinairement transformée en un dispositif d'accrochage particulier (fig. 40).

473. — Coaptations. — La plupart des Homoptères ont des ailes munies d'appareils d'accrochage variés qui rendent les ailes antérieures et postérieures solidaires pendant le vol. C'est un onglet simple chez les Cigales, les Typhlocybes, les Jassides, les Cercopides; un onglet spinuleux chez les Flattides, Derbides, Delphacides, Ricaniides, Dictyopharides, Psyllides. Il y a deux appareils d'accrochage sur l'aile postérieure des Cercopides *Surcarta;* on trouve des crochets robustes sur l'épaississement costal à l'union du tiers basal et du tiers moyen, et un onglet entre les tiers

Source : MNHN, Paris

moyen et apical (**315, 321**). La cubitale des ailes antérieures des *Phromnia* porte sur la face inférieure une épine dressée qui permet de les fixer au corps pendant le repos. L'aile postérieure montre un lobe huméral spinuleux qui réunit les deux ailes pendant le vol (fig. 74).

474. — Articulation basale. — Le dispositif articulaire des Cigales est homologue à celui des autres insectes. Il y a trois sclérites axillaires (**107**). Le premier commande le groupe antérieur de nervures : costale et sous-costale; le deuxième axillaire important est inféodé au complexe R. M. Cu1, il s'appuie sur le processus pleural alaire. Les anales dépendent du troisième sclérite.

La réduction de la nervation alaire provoque des simplifications correspondantes dans le nombre et la forme des sclérites articulaires.

475. — Polymorphisme alaire. — Les Homoptères présentent dans une même espèce des individus aptères, microptères, brachyptères ou macroptères. Les Delphacides peuvent porter des ailes tronquées dans leur partie apicale, mais offrant les caractères d'une aile normale.

Les mâles de quelques espèces de Coccides montrent des formes ailées et des formes aptères. Le polymorphisme métagénique des Aphides est en rapport avec le cycle de la reproduction (**280**). Les femelles « fondatrices » provenant des œufs d'hiver sont presque toujours aptères. Leurs descendants peuvent comporter à la fois ou alternativement des formes ailées ou des formes aptères (**302**).

476. — Aptérisme. — Les ailes peuvent manquer dans l'un des deux sexes, tantôt chez le mâle, tantôt chez la femelle, ou chez les deux, et aussi chez certains individus d'une même espèce. Ce phénomène s'observe surtout chez les Sternorrhynques.

477. — Vol. — La zone anale de l'aile antérieure, et particulièrement le clavus, a un rôle important chez les Homoptères. Il contrôle l'orientation du vol et permet l'accrochage des ailes antérieures et postérieures.

Chez tous les Homoptères — sauf les *Aleurodes* — les ailes postérieures sont rendues solidaires des antérieures pendant le vol. Les postérieures accompagnent passivement tous les mouvements des ailes antérieures.

Les Auchénorrhynques sautent avant de s'envoler, seules les Cigales s'envolent directement du support. Leur vol est assez soutenu.

Références. — Fennah : *Proc. ent. Soc.* Wash., XLVI, 1944, p. 185. (Fulgores). — Funkhousen : *Ann. ent. Soc. Amer.*, VI, 1913, p. 71 (Membracides). — Haupt : *Z. Ins.-biol.*, XXIV, 1929, p. 73 (vol des Cigales). — Horvath : Trans. Congr. Ent. Oxford, 2, 1913, p. 422 (élytre des Cigales). — Metcalf : *Ann. ent. Soc. Amer.*, X, 1917, p. 27 (Cercopides). — Torres : *Notas Mus. La Plata, Zool.*, VI, 1941, p. 519 (nervat. Cicadides). — Pesson ap. Grassé : Traité de Zoologie, X, Paris (Masson), 1951.

Source : MNHN, Paris

LES THYSANOPTÈRES

478. — Insectes tétraptéres. Thysanoptère est un terme ordinal qui désigne les insectes munis d'ailes semblables, étroites et longuement frangées.

Les ailes sont membraneuses, longues, étroites; au repos disposées á plat sur la face dorsale de l'abdomen, parallèlement au corps, ou croisées á l'extrémité. Elles sont munies antérieurement et postérieurement de

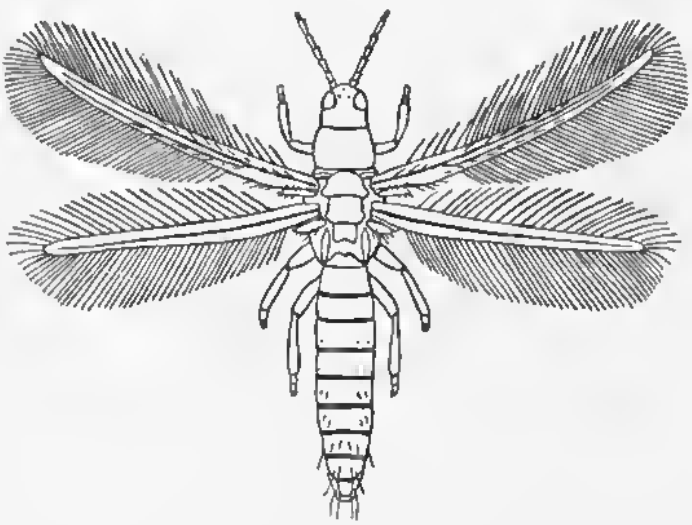

FIG. 78. — *Taeniothrips atratus* Haliday (Thysanopt.) (en partie d'après Melis et schématisé).

franges de longs cils qui caractérisent les représentants de cette famille. La membrane alaire est dénudée ou porte des microtriches. Elle est parfois marquée de taches sombres. Les nervures longitudinales peuvent être munies de macrotriches plus ou moins développés, toujours plus importants sur la nervure costale (fig. 78).

479. — La nervation est formée par une ou deux nervures longitudinales, radiale et cubitale (R et Cu1), quelquefois par les vestiges d'autres nervures près de la base de l'aile. Ces nervures n'atteignent ordinairement pas le bord de l'aile; parfois une aréa elliptique hyaline à la jonction basale de la radiale et de la cubitale. L'aile antérieure, et souvent les postérieures, présentent une aire anale définie, en forme d'écaille, limitée par un sillon

Source : MNHN, Paris

qui représente la première nervure anale (1A). L'épaississement costal entoure l'aile et forme une nervure bordante ou nervure en anneau (170).

Les soies de la frange ciliaire sont articulées sur des pores d'insertion saillants, placés sur la nervure bordante. Ce dispositif assure la mobilité des soies ou maintient les cils, pendant le vol, sous un angle constant par rapport à la nervure bordante. Les franges peuvent être composées de cils qui se croisent régulièrement. Les cils de la frange postérieure de l'aile dépendent du nerf cubito-anal (39, 64, 331).

480. — L'articulation basalaire comprend quatre sclérites; le troisième, composé de deux pièces, forme avec le quatrième, rectangulaire, les sclérites articulaires de la région anale. La tegula, ciliée postérieurement, recouvre une partie du premier sclérite.

481. — En position de vol les ailes peuvent être réunies au moyen de spinules crochus, plantés sur le bord costal près de la base de l'aile postérieure. Ces spinules peuvent s'accrocher sur un repli de l'écaille basale de l'aile antérieure.

482. — L'aptérisme et le brachyptérisme sont fréquents chez les Thysanoptères. Les mâles peuvent être aptères et brachyptères et les femelles, macroptères — ou les mâles sont aptères et les femelles ailées. Certains peuplements sont composés d'individus ailés brachyptères ou aptères. La réduction alaire et l'aptérisme modifient la coloration et entraînent des modifications morphologiques diverses (195, 286, 299, 307).

Références. — Melis : *Redia*, Florence, XX, 1933, p. 187, et XXII, 1936, p. 53 (génér.). — Pesson ap. Grassé : Traité de Zoologie, X, Paris (Masson), 1951.

Source : MNHN, Paris

LES ENDOPTÉRYGOTES

483. — Les Endoptérygotes ou Holométaboles sont des insectes à métamorphoses complètes. Ils s'opposent aux Hétérométaboles dont les métamorphoses sont incomplètes. Le développement des Endoptérygotes comporte des larves qui se transforment en nymphes. Le stade nymphal provoque la disparition des caractères larvaires et l'évolution des caractères de l'imago. Le stade larvaire prénymphal et le stade nymphal ne présentent jamais de ptérothèques libres.

Le prothorax est ordinairement peu développé comparativement au ptérothorax. Il y a deux paires d'ailes, sauf chez les Diptères. La membrane alaire peut être couverte de microtriches ou d'écailles de formes diverses. La nervure radiale convexe est souvent simple et indépendante depuis la base — ou réunie au secteur radial dans sa partie proximale. Certains groupes présentent encore une nervure médiane antérieure convexe indépendante : cette médiane peut être réduite à un pli haut.

Les Endoptérygotes portent des ailes dont le champ anal, peu développé ou nul, présente exceptionnellement plusieurs nervures anales munies de rameaux récurrents. Théoriquement les Endoptérygotes ne sont munis que d'une nervure anale simple. Ils sont Oligonéoptères.

Les Endoptérygotes renferment les Névroptéroïdes, les Mécoptéroïdes, es Coléoptéroïdes et les Hyménoptéroïdes.

Les « Névroptères » ou Stégoptères de Newmann, divisés en Névroptéroïdes (Mégaloptères Planipennes) et en Mécoptéroïdes (Panorpes et Trichoptères) forment, réunis aux Diptères et aux Lépidoptères, le « complexe panorpoïde » de Handlirsch. Ce sont les Pétanoptères de Brauer.

Les Coléoptéroïdes comprennent les Coléoptères et les Strepsiptères. Les Hyménoptéroïdes renferment les Hyménoptères.

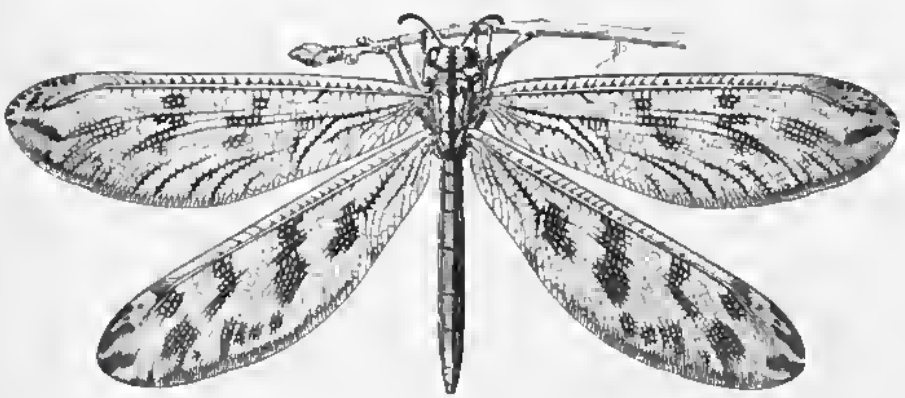

Fig. 79. — *Palpares tigris* (Dalman) (Planipenne) (dessin de A. Millot).

Source : MNHN, Paris

LES OLIGONÉOPTÈRES

LES NÉVROPTÉROÏDES

LES NÉVROPTÉRES
[127, 184, 223, 229, 341, 368]

484. — Pendant le repos les ailes sont allongées de chaque côté de la face dorsale de l'abdomen. Elles dépassent largement l'extrémité du corps. La membrane est mince sur les deux ailes; elle peut être tachée ou irisée.

Les Névroptéroïdes se distinguent des Mécoptéroïdes par la nervure cubitale antérieure bifurquée et par le grand nombre de nervules obliques de l'espace costal.

Les nervures portent des macrotriches, qui sont très abondants chez les Bérothides. Certains types en offrent sur les nervules transverses et ceux des femelles peuvent être transformés en écailles. La membrane est couverte de microtriches : elle est dénudée chez les Ithonides et les Chrysopides.

Les Névroptéroïdes comprennent les Mégaloptères, les Raphidioptères et les Planipennes, réunis ici sous le nom de Névroptères. Les ailes des représentants de ces ordres ont des caractères communs qui peuvent être résumés comme il suit.

485. — Caractères généraux des ailes. — L'aire costale est élargie, la sous-costale se rapproche de la radiale et lui est parallèle. Les deux nervures sont parfois cohérentes jusqu'à l'extrémité de l'aile. Les rameaux du secteur radial peuvent être nombreux et disposés en dents de peigne.

La nervation alaire est compliquée chez les Hémérobiides. Elle est caractérisée par la multiplication des nervures. Le secteur de la radiale présente de nombreux rameaux et peut se confondre avec la radiale antérieure. Ce secteur est indépendant et l'adjonction de rameaux sur les deux côtés forme une ligne brisée chez les Chrysopides (fig. 23).

486. — La médiane antérieure convexe tend à disparaître. Elle est parfois perceptible sous forme d'un pli *(vena spuria)* chez les *Raphidia*, les *Hemerobius* et les *Ithone*. La médiane postérieure, ordinairement chitinisée, peut se transformer en pli concave. La médiane peut être rameuse et, chez les Myrméléonides, la nervure transverse oblique de la base de l'aile est une branche de la médiane (152).

487. — La nervure cubitale antérieure est importante. Elle est indépendante chez les Corydalides, les Osmyles, les Ithone, les Mantispes, les

Source : MNHN, Paris

Halter. Chez les Sialides et les Raphidides la branche antérieure de la cubitale est anastomosée sur une partie de son trajet avec la médiane. La cubitale postérieure est distincte sous forme de pli concave. Elle tend à former, chez les Corydalides, une *vena dividens* en se rapprochant de la première branche anale.

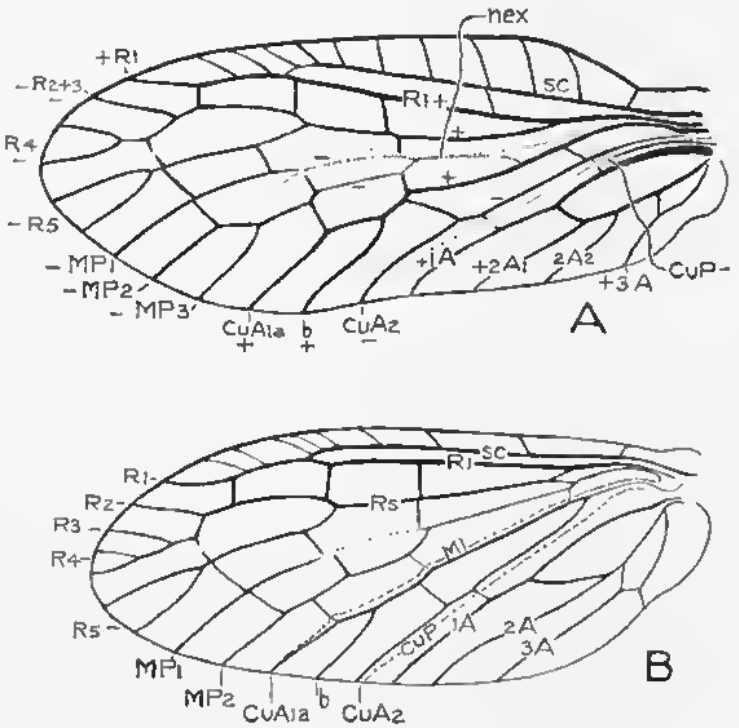

Fig. 80. — *Sialis lutaria* Linné (Mégaloptère). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure. — *M1*, médiane inférieure; *nex*, *nexus*.

Les nervules transversales peuvent être bifurquées dans le champ anal.

Les études sur les nymphes des Chrysopides ont montré que les trachées de la ptérothèque forment deux nervures longitudinales composites : la pseudomédiane et la pseudocubitale. Ces formations pourraient être homologues des « lignes de Banks ».

488. — La pseudomédiane est formée par la réunion des extrémités courbées des rameaux de la base de la médiane, et partiellement par la coalescence des rameaux du secteur radial (**179** et fig. 23).

La pseudocubitale est formée partiellement par la soudure des deux branches de la médiane entre elles et avec la cubitale antérieure, et en partie encore par la soudure des extrémités, pliées une deuxième fois, des rameaux du secteur de la radiale.

Source : MNHN, Paris

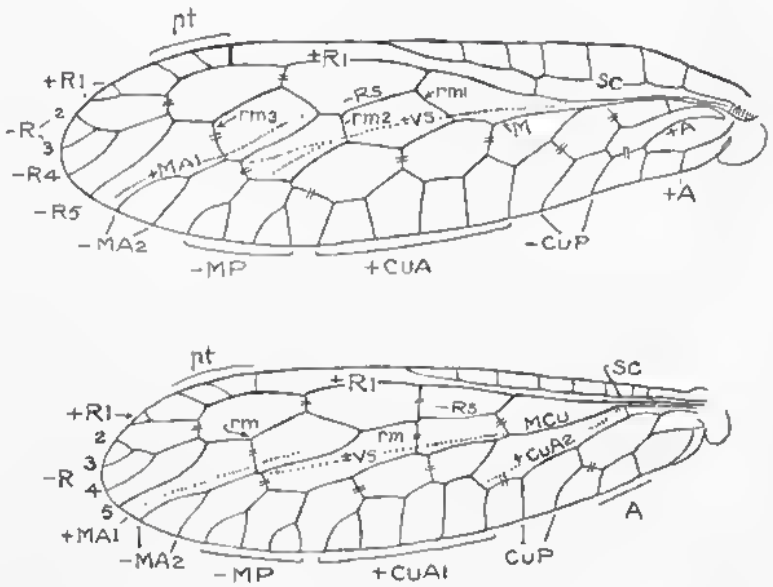

Fig. 81. — *Raphidia notata* Fabr. (Raphidioptère). — *pt*, pterostigma; *rm 1, 2, 3*, transverses radio-médianes; *vs, vena spuria* (MA1) nervure convexe. — Le signe = placé sur une nervure indique une transverse.

489. — Le *nexus* est la coalescence particulière aux nervures de certains Névroptères. Cette coalescence intéresse ordinairement les nervures R, M. et Cu. Sur l'aile des *Sialis* le nexus peut affecter le pli médian (fig. 80).

Le pterostigma est peu marqué ou nul, sauf chez les Raphidioïdes.

Les *Dilar* portent sur le disque des ailes, dans la région médiane, de petites vésicules transparentes. Leur fonction est inconnue (**226**).

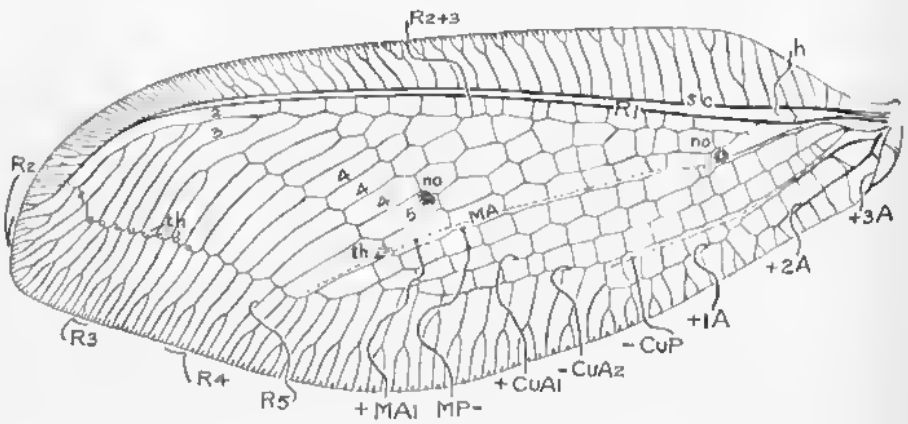

Fig. 82. — *Osmylus chrysops* L. (Planipenne). — *h*, transverse humérale; *no*, nodules cornés; *th*, thyridies.

Source : MNHN, Paris

490. — Les ailes postérieures peuvent être semblables aux ailes antérieures; elles présentent la même nervation (Chrysopides) et le secteur radial peut être indépendant. Le champ costal est généralement moins développé, sauf chez les Ascalaphes. Le champ anal est réduit chez les *Hemerobius*, il est plus large chez les *Ithone* et les *Sialis*.

Les ailes postérieures sont plus petites que les antérieures chez les *Drepanepteryx*. Elles atteignent leur plus grande modification pour devenir hypertéliques chez les Planipennes Némoptérides. Les ailes sont filamenteuses, plus de deux fois plus longues que les antérieures, soutenues par trois nervures parallèles Sc + R, M et Cu. La sous-costale et la radiale se réunissent ordinairement dans une dilatation ovalaire subapicale qui porte un ptérostigma. Le nexus des ailes postérieures est la nervure formée par la coalescence de S + R + M (fig. 84).

491. — Les Myrméléonides portent sur les ailes postérieures, à la base de l'aile, près du thorax, une petite apophyse renflée (organe de Eltringham). Le renflement de cette apophyse est muni de cils dressés et de glandes qui seraient odorifiques (fig. 45).

492. — Un dispositif de couplage se trouve entre les ailes antérieures et postérieures. Il existe chez tous les Mégaloptères. Chez les Hémérobiides le joug de l'aile antérieure et le frein de l'aile postérieure sont bien développés dans les formes « primitives », mais tendent à disparaître avec le rétrécissement et l'allongement de l'aile. Les ailes sont ainsi indépendantes pendant le vol.

Les ailes des Névroptéroïdes ne permettent en général qu'un vol peu soutenu.

Références. — Auber : *Entomologiste*, Paris, XI, 1955, p. 48 (Myrmel.). — Fœschner : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XL, 1947, p. 123. — Killington : British Neuroptera, 1936-37, Ray Society. — Lems : *Entom. Berichl.*, Amsterdam, XIV, 1952, p. 36 *(Psectra diptera)*. — Stitz ap. Schulze : Biol. Tiere Deutschl., 33, Teil 35, Berlin, 1931 (génér. et bibl.). — Tillyard : *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, XL, 1915, p. 734, et XLIII, 1918, p. 116. — Withycombe : *Entom. Lond.*, LV et LVI, 1922-23, p. 33 et 224 *(Raphidia)*.

LES MÉCOPTÉROÏDES

LES MÉCOPTÈRES
[61, 107, 157, 215, 311, 330, 333, 341]

493. — Les ailes sont longues, étroites, arrondies à l'extrémité; pendant le repos placées en toit sur l'abdomen ou légèrement écartées. Les ailes antérieures et postérieures sont semblables et subégales, à membrane délicate, légèrement irisée, ornée de taches obscures disposées en bandes transverses, placées au niveau des zone basale, médiane et apicale. Les

Source : MNHN, Paris

ailes de certaines espèces portent des microtriches et des macrotriches. Le pterostigma est toujours marqué.

494. — La nervation est régulièrement dichotomisée, comparable sur les ailes antérieures et postérieures. L'épaississement costal entoure l'aile. La nervure radiale convexe (R1) peut être fourchue à l'extrémité, au moins sur l'aile antérieure, le secteur radial porte ordinairement cinq rameaux

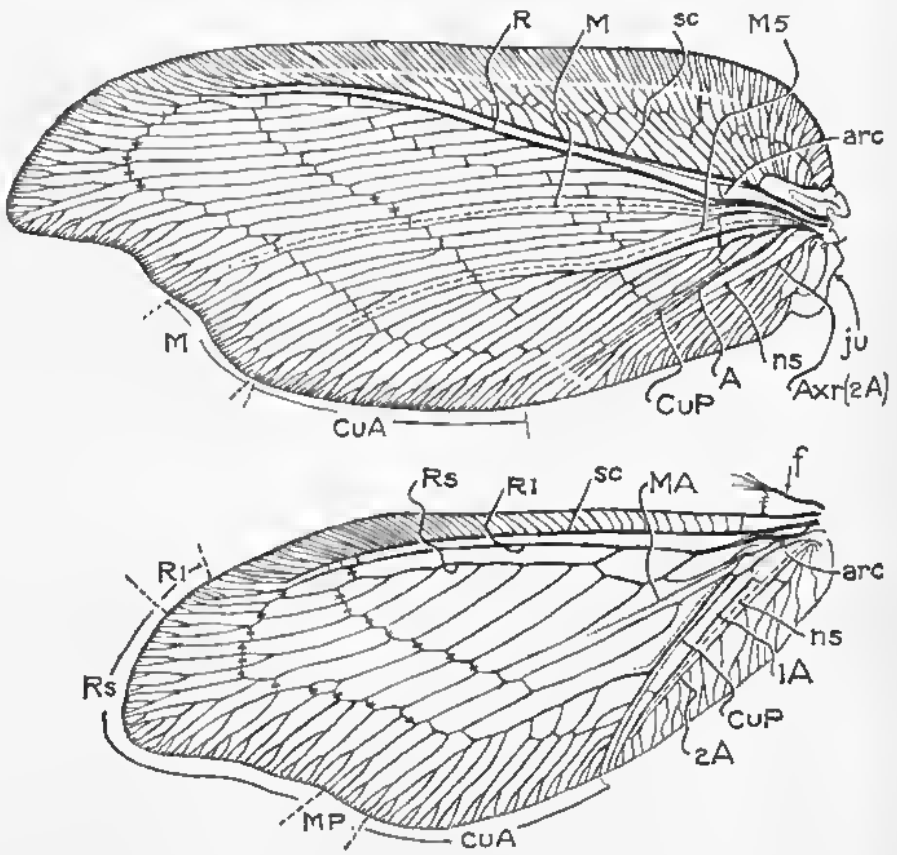

FIG. 83. — *Drepanepteryx phalaenoides* (L.) (Planipenne). Ailes antérieure et postérieure. — *arc*, *arculus*; *Axr*, axillaire ramifiée; *f*, frein; *ju*, *jugum*; *ns*, nervure séparatrice. — Le signe = placé sur les nervures indique les transverses ou l'emplacement des thyridies.

disposés dichotomiquement. La médiane convexe a disparu, mais la médiane concave peut offrir quatre ou cinq rameaux sur l'aile antérieure. La cubitale antérieure convexe est simple, la cubitale postérieure, faible et concave, est représentée par un pli concurrent à la première nervure anale. Il y a deux ou trois nervures anales convexes, inégales (fig. 86).

495. — Les ailes postérieures portent une ou deux soies frénulaires à la base de l'épaississement costal. L'aire costale et la base de l'aile sont

Source : MNHN, Paris

plus étroites que sur les ailes antérieures. La nervure sous-costale est souvent raccourcie. La médiane porte trois ou quatre rameaux. Les nervures médiane et cubitale sont réunies à la base. Le champ anal réduit est soutenu par deux nervures fortement convexes. La troisième nervure anale est courte.

496. — Les nervules transverses, ordinairement décolorées, sont nues. Quelques transverses occupent un emplacement fixe comme la transverse humérale et parfois d'autres nervules. Les autres transverses, très nombreuses, ont une position irrégulière. Leur nombre, comme celui des ramifications des nervures longitudinales, augmente avec la grandeur de l'aile.

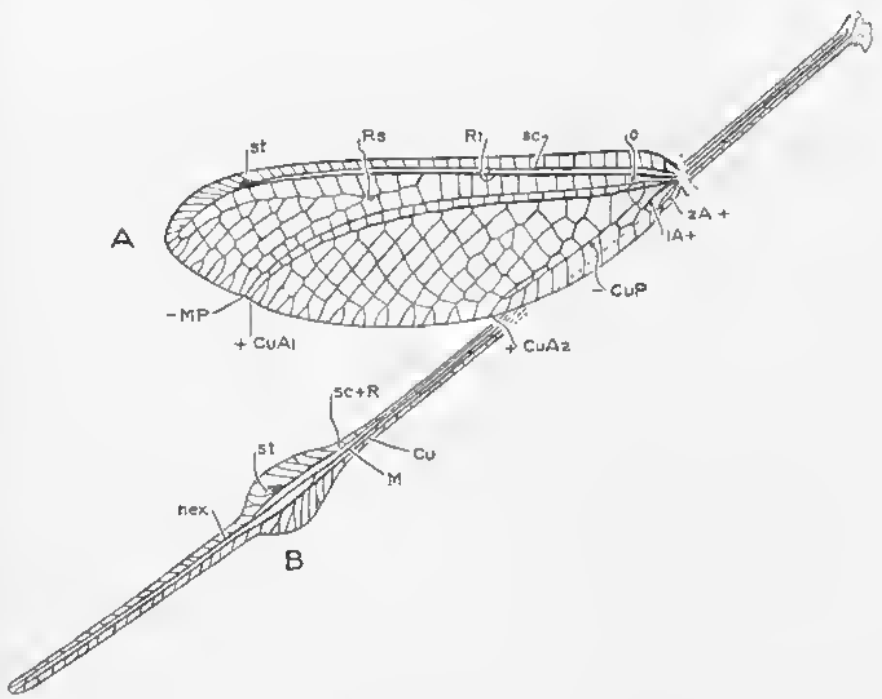

FIG. 84. — *Halter halteratus* Forskal (Planipenne). — A, aile antérieure. — A, aile postérieure. — *nex, nexus; o*, nervure oblique; *st*, pterostigma.

L'aile de certains Mécoptères présente une thyridie hyaline sur la branche de la médiane, au niveau de la bifurcation, et parfois une autre au niveau de la transverse *mcu*.

497. — L'appareil de couplage des ailes antérieures est formé par un joug, celui des ailes postérieures par un frein. Ces organes sont munis de soies. Chez les Méropides le lobe jugal porte une saillie chitineuse achète, et le frein est réduit à deux soies. Par suite du rétrécissement alaire les ailes sont indépendantes chez les *Bittacus;* l'appareil de couplage n'est plus fonctionnel.

Source : MNHN, Paris

498. — Les ailes de quelques formes de Mécoptères sont vestigiales ou d'autres espèces sont aptères. Chez certains mâles les ailes deviennent très étroites, chitinisées et recourbées en crochets, les antérieures plus grandes que les postérieures (**278**).

Références. — Issiki : *Jap. J. Zool.*, Tokyo, IV, 1933, p. 315 (nervation). — Tillyard : *Proc. Linn. Soc.* N.S.W., XLIII, 1918, p. 395 (nervation) et *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXVIII, 1935, p. 45 (évolut. excellentes figures).

LES TRICHOPTÈRES
[128, 157, 175, 189, 217, 230, 332]

499. — Les Trichoptères, Phryganes ou Plicipennes, portent deux paires d'ailes membraneuses plus ou moins recouvertes de longs microtriches soyeux, sauf chez quelques espèces. Les ailes, de couleur terne, brunes ou grises, peuvent présenter des taches ou des dessins de teinte claire. Les ailes postérieures, minces et délicates, sont irisées. Pendant le repos les ailes sont disposées l'une sur l'autre, en toit sur l'abdomen, qu'elles cachent complètement.

Le revêtement pileux des ailes est formé de poils nombreux et serrés, parfois réunis en franges marginales. Cette pilosité caractéristique distingue les Trichoptères des Lépidoptères, dont les ailes sont couvertes d'écailles. Cependant quelques espèces ont les ailes couvertes de poils squamiformes ou d'écailles semblables à celles que l'on observe chez les papillons (fig. 88). Les ailes antérieures, légèrement plus épaisses, portent un revêtement plus compact que les ailes postérieures.

500. — La nervure sous-costale est simple ou fourchue près de l'extrémité. Dans ce dernier cas le rameau sc2 est relié à R1 par une nervule. Une nervule transverse, placée à la partie moyenne, s'étend jusqu'à la marge de l'aile. La transverse humérale est normale.

La radiale forme une fourche près de la base, son secteur est composé de quatre rameaux. La radiale convexe (R1) peut être tordue à l'extrémité pour cerner le pterostigma.

La médiane antérieure convexe (MA1) a disparu. La médiane postérieure présente trois ou quatre rameaux. Un affaiblissement de la nervure (thyridie) s'observe à la base de la fourche médiane, parfois sur l'aile antérieure, parfois sur les deux ailes (fig. 87, th).

La nervure cubitale est biramifiée. Elle est réunie à la base avec la nervure anale par une transverse.

501. — La disposition des nervures anales sur les ailes antérieures est caractéristique chez les Trichoptères. La deuxième anale se confond avec la première anale près de la base de l'aile, puis elle s'étend obliquement pour rejoindre le bord. Les extrémités de la deuxième anale et les deux branches de la troisième sont coalescentes (fig. 87).

Source : MNHN, Paris

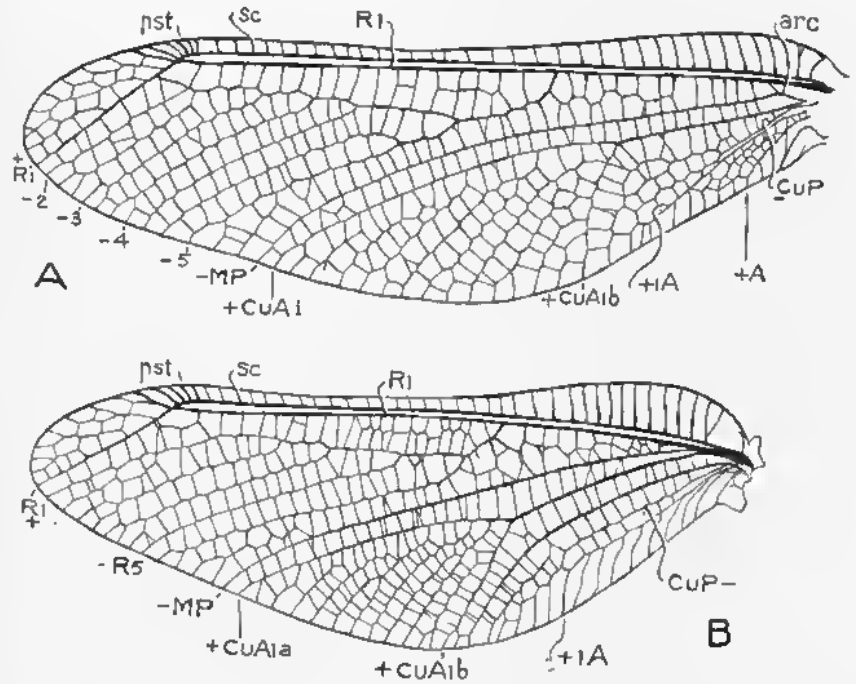

FIG. 85. — *Ascalaphus longicornis* L. (Planipenne). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure. — *arc*, *arculus* ; *pst*, pterostigma.

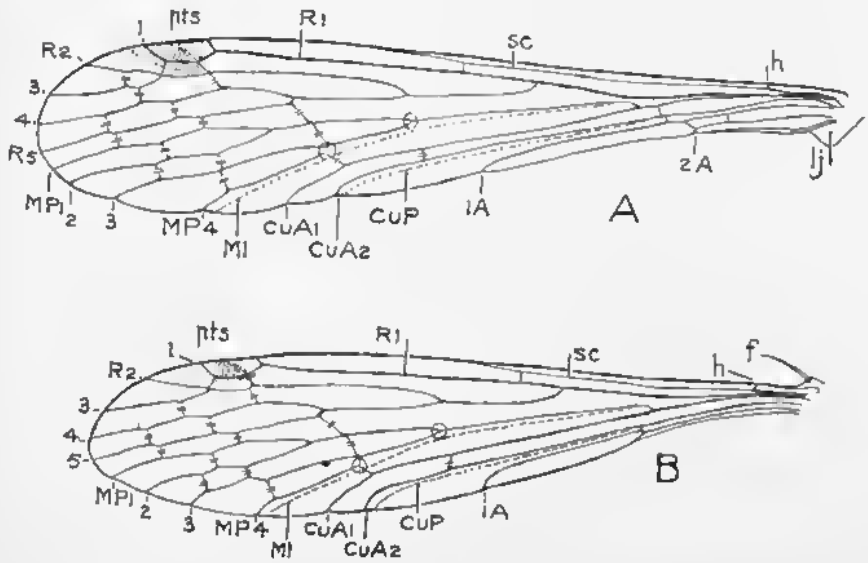

FIG. 86. — *Bittacus tiputarius* (Fabricius) (Mécoptère). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure. — *f*, frein (soie frénulaire) ; *h*, transverse humérale ; *lj*, lobe jugal ; *M1*, médiane inférieure ; *pts*, pterostigma. — Le signe = indique une transverse ; le signe ○ l'emplacement des thyridies.

Source : MNHN, Paris

502. — Les ailes postérieures sont plus courtes et plus fragiles que les antérieures, plus larges par suite de l'extension de l'aire anale qui peut être plissée. La nervure sous-costale est longue et peut être dépourvue de rameau récurrent. La médiane porte théoriquement trois rameaux, le troisième formé par la réunion des nervures M3 et M4. La cubitale est fourchue. Les anales sont différentes de celle de l'aile antérieure. Elles sont libres et finissent séparément à la marge de l'aile (**175**).

503. — Sur les deux ailes les nervures longitudinales, sauf la sous-costale et le première nervure radiale qui présentent leurs récurrentes normales (humérale et nervules radiales), sont réunies par des nervules transversales situées près de la base des fourches. Les nervules transverses, placées entre les rameaux du secteur de la radiale et les rameaux antérieurs de la médiane, forment par leur réunion une ligne brisée ou corde transverse qui est l'anastomose antérieure. Les nervules transverses qui réunissent les rameaux postérieurs de la médiane et ceux de la cubitale, pour rejoindre l'extrémité de la nervure anale, forment l'anastomose postérieure (fig. 87).

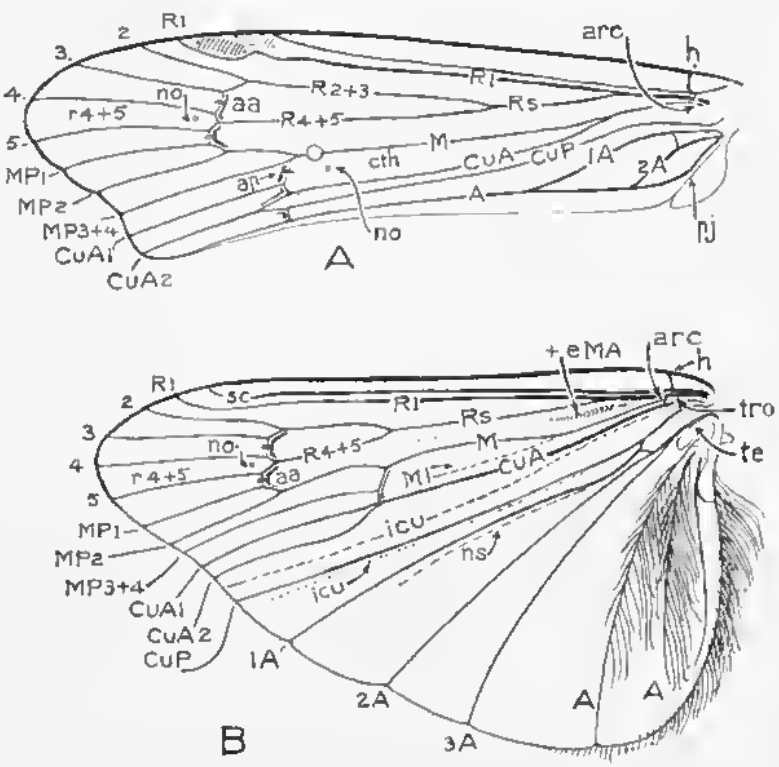

Fig. 87. — *Glyphotaelius pellucidus* Retz (Trichoptère). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure. — *aa*, anastomose antérieure; *ap*, anastomose postérieure (les anastomoses sont marquées par les transverses soulignées d'un trait épaissi); *arc*, *arculus*; *cth*, cellule thyridiale; *eMA*, vestige de la nervure médiane convexe *(MA1)*; *h*, transverse humérale; *icu*, intercalaires cubitales; *no*, nodule; *ns*, nervure séparatrice; *pj*, pli jugal; *te*, *tendo*; *tro*, trochlée. — Le signe = indique une transverse; le signe ○ l'emplacement d'une thyridie.

Source : MNHN, Paris

504. — Il y a habituellement, sur les antérieures, un nodule corné placé à la base de la cellule r 4-5, et parfois un autre de même nature au sommet de la cellule thyridiale. Le nodule de la cellule radiale persiste seul sur les ailes postérieures (**226**). Une petite tache hyaline dépourvue de microtriches (thyridie) s'observe à l'extrémité de la nervure médiane; ainsi que les nodules cornés cette thyridie est considérée comme un organe sensoriel utile pendant le vol (fig. 87 o).

505. — Le lobe postérieur des ailes antérieures est transformé en fibule qui permet l'accrochage des hamules des ailes postérieures. La fibule des *Rhyacophila* est adaptée pour s'accrocher à la tubérosité antérieure de l'aile postérieure.

Les *Goera* portent, à l'angle huméral de l'aile postérieure, de fortes épines qui fonctionnent probablement comme un frenulum.

L'union des ailes peut se faire par superposition, par l'action des hamules sur le bord costal de l'aile postérieure.

506. — Le dimorphisme sexuel peut se traduire par une réduction plus ou moins forte des ailes de la femelle. Le brachyptérisme s'observe chez les mâles des *Anomalopteryx* et la femelle de *l'Enoicyla Reichenbachi*. Chez quelques espèces les ailes sont vestigiales, mais l'aptérisme est rare chez les Trichoptères.

Les ailes des mâles peuvent porter des sillons ou des callosités couverts de cils allongés, squamiformes ou chétiformes, ou des plages pileuses. La nervation alaire peut se modifier suivant le sexe (**274, 287**).

Références. — Betten : *Bull. N. Y. St. Mus.* Albany, n° 292, 1934 (génér.). — Marshall : *Zs. wiss. Zool.*, CV, 1913 (Dévelop. ailes du *Platyphylax*). — Schmid : *Bull. Soc. ent. Suisse*, XXVIII, 1955 *(Limnophilidae)*. — Ulmer ap. Schulze : Biol. Tiere Deutschl., 13, Teil 36, Berlin, 1925 (génér., bibl.).

LES LÉPIDOPTÈRES

[56, 62, 74, 77, 127, 162, 208, 215, 239, 240, 261-62, 335, 340, 351-352, 373]

507. — Au repos les ailes des Lépidoptères sont disposées en toit, les bords postérieurs réunis et se recouvrant sur la face tergale de l'abdomen. Les ailes peuvent être disposées horizontalement, les antérieures appliquées contre le corps, mais se touchant par leurs bords internes et formant un triangle recouvrant les ailes postérieures (deltoïdes). Les ailes peuvent encore être dressées verticalement, les faces supérieures se touchant et les faces inférieures découvertes (ailes conniventes, comme chez les Ephémères). Chez certaines Hespérides les ailes antérieures sont relevées, les postérieures couchées. Les Ornéodides plissent leurs ailes en éventail et les ramènent en arrière. D'autres espèces, au repos, enroulent leurs ailes sur les côtés du corps (**191**).

Source : MNHN, Paris

508. — Dans la plupart des formes un tornus défini s'observe sur toutes les ailes. La partie située entre l'apex et le tornus est appelée termen. Celle située entre le tornus et la base forme la marge postérieure ou dorsum (**231**).

509. — Les deux faces de la membrane alaire portent généralement des écailles disposées en rangées régulières. La régularité de l'implantation est une des caractéristiques des espèces à vol rapide.

Les écailles sont creuses. Ce sont des macrotriches modifiés, pourvus d'un pédicelle, plantés dans un alvéole cupuliforme creusé dans le tégument. Les écailles présentent les formes les plus diverses, depuis les poils légèrement modifiés ou aplatis, jusqu'aux larges écailles ovalaires à marge apicale dentelée.

Le type d'écaille le moins fréquent est de forme ovale avec de nombreuses stries longitudinales; cette écaille n'est pas pigmentée (Micropterygides). La forme d'écaille la plus répandue porte des strioles microscopiques transverses ou barres connectives. Elles peuvent présenter des zones pigmentées entre les stries (fig. 88).

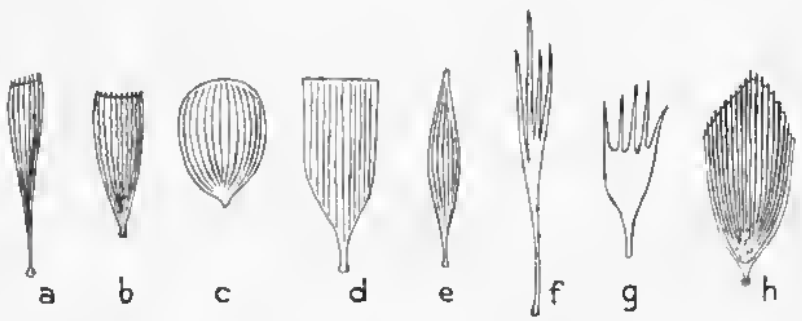

Fig. 88. — Ecailles des ailes de divers insectes. — *a*, *Psorophora* (Dipt. Culicide); *b*, *Anthrax* (Dipt. Bombyliide); *c*, *Cyphus* (Coléopt. Curcul.); *d*, *Leptocella* (Trichopt.); *e*, *Micropteryx* (Lépidopt.); *f*, *Psecadia* (Lépidopt.); *g*, *Acherontia* (Lépidopt.); *h*, *Nepticulomima* (Psocoptère) (*h*, imité de A. Badonnel; *a-g*, dessins originaux).

510. — Beaucoup d'espèces de Lépidoptères portent sur leurs ailes plusieurs formes d'écailles à fonctions variées (**42**, **43**).

Les écailles à parois criblées, perméables à l'air, activent le rôle respiratoire des ailes pendant le vol, surtout chez les Rhopalocères qui volent au soleil. Par leur intermédiaire la chaleur solaire accroît dans l'aile la ciculation sanguine et la pénétration gazeuse (Guignon) (**59**).

Les écailles et les organes cupuliformes placés sur les nervures reçoivent des ramifications nerveuses. Ces écailles et ces cupules sont sensibles aux ultrasons. D'autres écailles, provenant de la transformation des poils glandulaires, diffusent une substance grasse empêchant l'aile d'être mouillée.

Des écailles ou plumules androconiales particulières, placées sur les ailes des papillons diurnes et de quelques nocturnes, sont en relation avec des glandes odorifiques (**343**).

Source : MNHN, Paris

Chez certaines Tordeuses un peigne de soies ou de poils modifiés, rigides, dressés en haut et légèrement en arrière, est placé à la face supérieure de l'aile postérieure, sur la cubitale antérieure (peigne cubital).

511. — Les écailles ont disparu sur la membrane alaire de quelques Hétérocères (Aegérides) et Rhopalocères (*Acraea*). Les ailes ont alors un aspect vitreux. Les Sphingides du genre *Hemaris* perdent leurs écailles peu après la transformation, pendant les premières heures du vol. Beaucoup de Syntomides sont munis d'ailes translucides, dépourvues d'écailles, quelques uns ressemblent à des Hyménoptères.

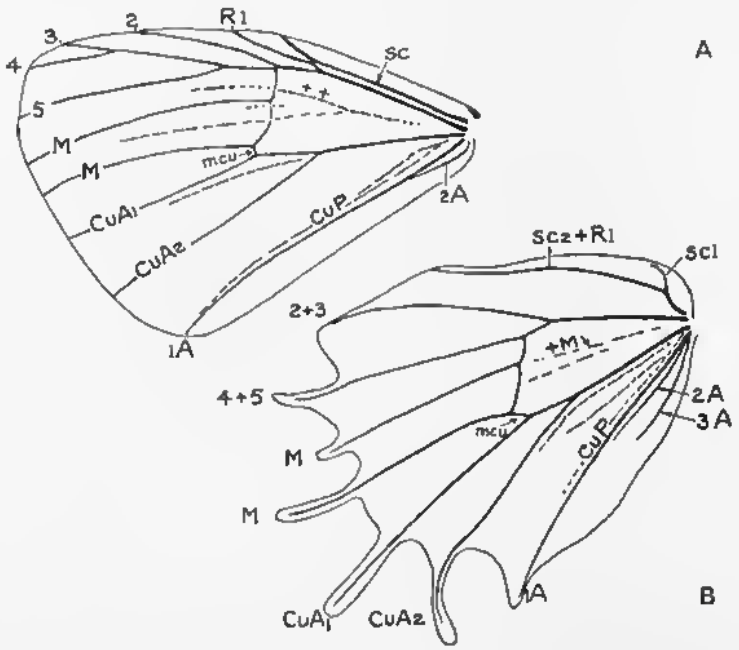

FIG. 89. — *Helicopis Gnidus* (Lépidoptère). — Ailes antérieure *(A)* et postérieure *(B)*. — *meu*, transverse médio-cubitale.

Les ailes de certains Lépidoptères peuvent être munies de petits poils ou aiguillons insérés sur la membrane, mais sans pores d'insertion. Ce sont des productions particulières nommées *aculae*. Mais la plupart des Lépidoptères portent des macrotriches piliformes formant une frange plus ou moins longue au bord des ailes. Les autres sont transformés en écailles.

512. — Caractères particuliers de la nervation. — La nervation des ailes des Lépidoptères est remarquable par le petit nombre de nervures transverses, par l'oblitération du quatrième rameau de la médiane et par la présence d'une grande cellule discale fermée. Cette cellule donne insertion à un certain nombre de nervures.

Source : MNHN, Paris

Les papillons diurnes montrent théoriquement douze nervures; toutes proviennent de la cellule centrale, sauf la première et la dernière qui prennent naissance à la base de l'aile. Sur une aile postérieure typique on n'observe que huit nervures (fig. 89).

513. — Sur l'aile antérieure la nervure sous-costale est simple, parfois fourchue à l'extrémité. La nervure radiale (R1), robuste, peut se dichotomiser apicalement. Le secteur radial comprend quatre rameaux qui limitent parfois une cellule radiale fermée, l'aréole (**221** et fig. 18). La médiane porte trois rameaux libres et occasionnellement un quatrième (M4) confondu

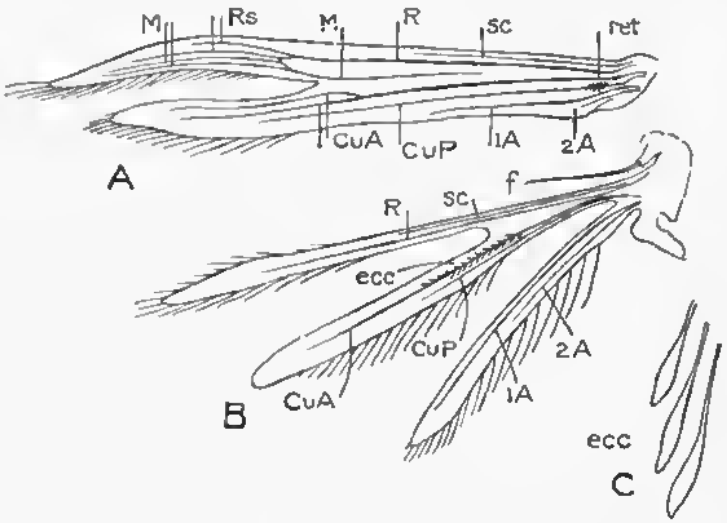

Fig. 90. — *Pterophorus monodactylus* L. (Lépidoptère). — A, Aile antérieure. — B, Aile postérieure. — C, Écailles cubitales. — *ecc*, écailles cubitales non striées (androconiales); *f*, frein; *ret*, rétinacle.

avec le rameau antérieur de la nervure cubitale antérieure (Cu1a). Ce rameau apparaît comme une courte nervure transverse connective. Chez quelques formes on trouve une cellule médiane fermée (mc, cellule intruse) entre les branches antérieures et postérieures de la médiane. Exceptionnellement un cinquième rameau peut se réunir à la cubitale antérieure à la base, et former une branche en Y cubito-médiane (**154** et fig. 18).

La nervure cubitale antérieure est forte, convexe, et borde postérieurement la cellule basale, puis se divise en Cu1a et Cu1b. La cubitale postérieure (CuP) est simple. C'est une nervure convexe faible, souvent obsolète à la base.

Les nervures anales sont variables. La première est ordinairement complète, la deuxième peut former une boucle inférieure, la troisième est vestigiale.

514. — Le type fondamental de nervation dans l'ordre des Lépidoptères, tel qu'on peut l'observer chez les Homoneures, ressemble à celui de certains

Source : MNHN, Paris

Trichoptères. La nervation des Lépidoptères diffère de celle des Trichoptères par l'aile antérieure où M4 n'est pas libre, et par la diminution des nervules transverses (**239**).

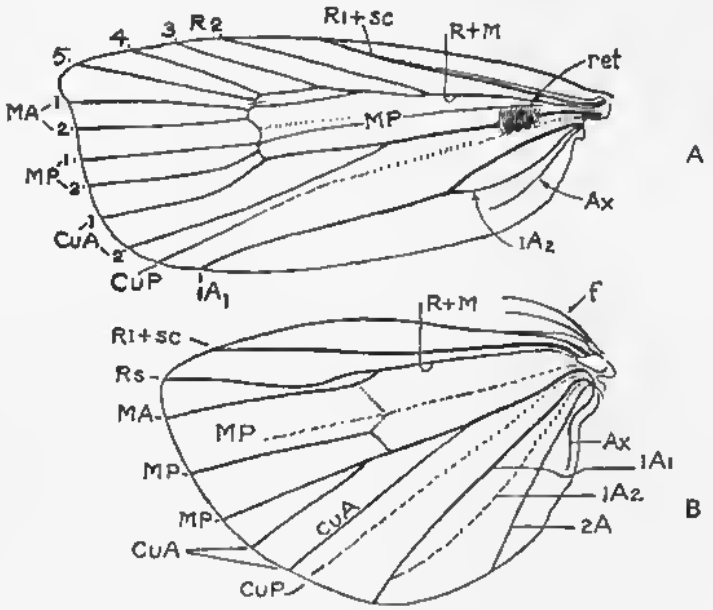

Fig. 91. — *Carpocapsa pomonella* (L.) (Lépidoptère). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure. — *Ax*, axillaire; *f*, frein; *ret*, rétinacle.

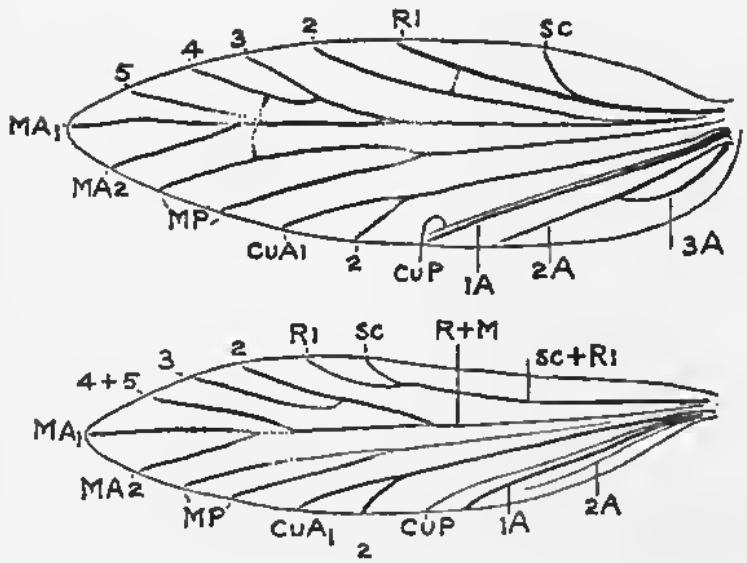

Fig. 92. — *Micropteryx Calthella* (L.) (Lépidoptère).

Source : MNHN, Paris

Chez les Homoneures la nervation des ailes postérieures est similaire à celle des antérieures, les nervures anales ne forment pas de boucle (fig. 92).

Sur l'aile postérieure la nervation des Hétéroneures, réduite, est différente de celle de l'aile antérieure, les nervures transverses sont moins nombreuses que chez les Homoneures. Ce type de nervation n'est relié au précédent par aucun intermédiaire vivant ou fossile.

Chez les Hétéroneures les ailes postérieures ont la nervure sous-costale et la radiale confondues sur la moitié distale ou plus, la partie basale libre de la radiale (R1) paraissant former une transverse oblique, souvent oblitérée par une fusion plus complète des deux nervures.

Le secteur radial est réduit à une nervure non rameuse. Chez les Papilionides l'aile est souvent caudée au niveau du 2e ou du 3e rameau de la médiane. La cubitale postérieure (CuP) est complète dans certains groupes dits « primitifs ». La première et la seconde anales se confondent près de la base pour former une nervure en Y qui peut devenir rectiligne par suite de la disparition de la première anale.

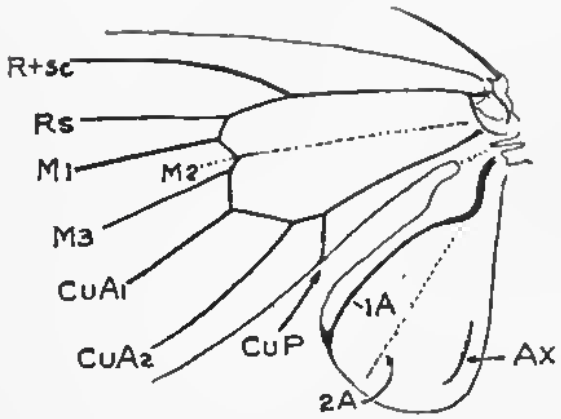

Fig. 93. — *Lobophora hutterata* Huf. (Lépidoptère). Aile postérieure droite montrant le « lobe jugal ». — *Ax*, nervure axillaire ou jugale.

515. — Couplage des ailes. — Les *Micropteryx* portent un lobe jugal, homologue de la fibule des autres insectes, à la base des ailes antérieures. Il recouvre l'épaississement costal des ailes postérieures, comme chez certains Trichoptères (**313**).

Chez les Hépiales un prolongement digitiforme s'engage sur la costale des ailes postérieures, qui est ainsi accrochée entre le jugum et la bordure postérieure de l'aile antérieure, près de la base. Toutes les familles dont les ailes présentent un jugum alaire (avec ou sans frein) forment le groupe de Homoneures ou jugates (**312**).

Chez les Hétéroneures le frein est formé par une série de soies (frenulum). Chez la plupart des femelles ces soies forment un faisceau qui passe sous l'aile antérieure et reste accroché dans le rétinacle formé par une touffe de poils raides provenant de la cubitale (rétinacle subdorsal). Chez les mâles ces soies sont remplacées par un chète allongé, rigide, qui s'engage dans un lobe chitineux recourbé porté par la sous-costale de l'aile antérieure (rétinacle costal) (**313**).

516. — Les papillons diurnes et quelques groupes de nocturnes, les Achalinoptères des anciens auteurs, ne possèdent ni frein, ni rétinacle.

Source : MNHN, Paris

Les ailes postérieures, dont la région humérale est élargie, sont retenues par pression contre la partie dorsale rigide des ailes antérieures (couplage amplexiforme) (**314** et fig. 89).

517. — Les *patagia* sont formés par deux pièces saillantes sacciformes, parfois aplaties, couvertes de poils ou d'écailles. Elles sont articulées et mobiles sur les côtés du pronotum. On peut les considérer comme des rudiments d'ailes prothoraciques (**19**). Les patagia, parfois très petits, sont réduits ou nuls chez les Homoneures.

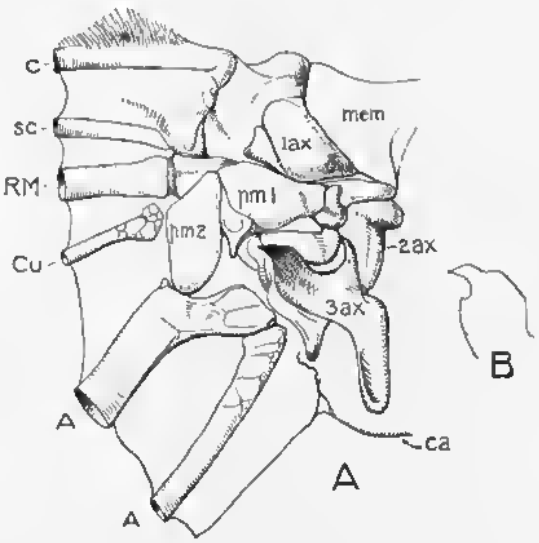

FIG. 94. — *Samia Cynthia* Drury (**Lépidoptère**). — A, Aile antérieure gauche, face supérieure de l'articulation basale. — *ax*, sclérites axillaires; *ca*, cordon axillaire; *mem*, membrane basalaire; *pm*, plaques médianes. — B, Partie antérieure mucronée du 3e sclérite axillaire du *Parnassius Apollo* (Linné).

518. — Les *tegulae* sont représentées par deux pièces lamellaires latérales mobiles placées dans la région articulaire de l'aile antérieure (**104**). Ces lames, mues par un muscle spécial, protègent l'articulation basalaire. Les tegulae sont peu visibles ou nulles chez les Homoneures.

519. — **Articulation basale.** — L'action de ces muscles thoraciques agit sur l'aile antérieure par l'intermédiaire des sclérites 1 et 3. C'est généralement le premier sclérite, plus développé, qui fonctionne dans la région articulaire.

Les Attacidés et les Papilionides Parnassiinés sont munis de sclérites axillaires armés de un ou deux denticules aigus (épines basales) (fig. 94).

La région basalaire de l'aile antérieure peut montrer une plaque axillaire spinuleuse ou une marge antérieure épineuse, le peigne axillaire.

520. — **Dimorphisme (276, 277, 282 à 287, 289, 301).** — Le dimorphisme sexuel alaire est très répandu chez les Lépidoptères. Les ailes des femelles peuvent être plus développées que celles des mâles, ou se

Source : MNHN, Paris

réduisent plus ou moins complètement, jusqu'à l'atrophie complète, les mâles restant ailés.

Exceptionnellement les mâles portent un lobe jugal aux ailes postérieures (fig. 93).

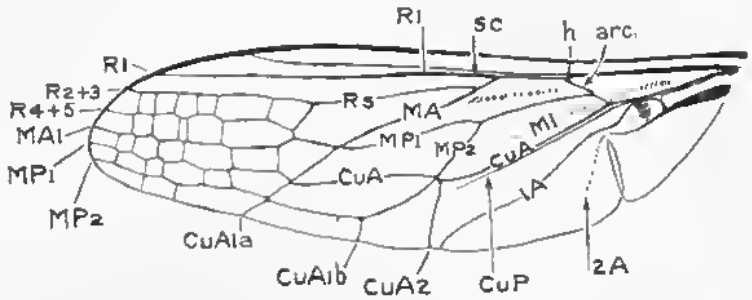

Fig. 95. — *Nemestrinus Ægyptiacus* Wied. (Dipt.). — *arc*, *arculus* ; *h*, transverse humérale ; *M1*, médiane inférieure.

Le dimorphisme peut affecter la forme et la couleur des ailes. Le mâle et la femelle paraissent appartenir à deux espèces différentes.

Chez les Psychides le dimorphisme atteint les femelles par réduction des appendices, des yeux, des ailes et des phanères.

521. — Aptérisme. — Dans certains groupes quelques espèces de Lépidoptères tendent à réduire leurs ailes. Cette réduction intéresse les ailes antérieures et postérieures, mais atteint plus souvent les femelles. Elle porte rarement sur une seule paire d'ailes. Les Piérides peuvent diminuer partiellement les ailes antérieures, les Amatides les postérieures. Les Syntomides rapetissent l'aile postérieure. La nervation se simplifie : la sous-costale est confondue avec le secteur de la radiale. Les ailes postérieures ont disparu chez la femelle de l'Oecophoride *Pleurota rostrella*.

Références. — Bourgogne ap. Grassé : Traité de Zoologie, X. — Dixey : *Trans. ent. Soc.* Lond., LXXIX, 1931, p. 365, et LXXX, 1932, p. 57 (dévelopg.). — Gonin : *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, XXXI, 1894, p. 87 (métam.). — Guignon : Physiol. des ailes des Lépid. 1937. — Hering : Biologie der Schmetterlinge et *Parnassiana*, IV, 1937, p. 17 (sclér. épineux). — Issiki : *Stylops*, 1, 1932, p. 73 (Hépiales). — Kuntze : *Zs. Morph. Oekol. Tiere*, XXX, 1935, p. 544 (Saturnides). — Mercer : *J.N.Y. ent. Soc.*, VIII, 1900, p. 1 (dev.). — Philpott : *Trans. N. Z. Inst.*, LIV, 1923, p. 155 (Microptérygides). — Pictet : *Mém. Soc. Phys. Hist. nat.* Genève, XXXVII, 1912 (mélanisme et albinisme). — Portier : Biologie des Lépid. — Spuler : *Zs. wiss. Zool.*, LIII, 1892, p. 597. — Tillyard : *Proc. Linn. Soc.* N.S.W., XLII, 1917, p. 167 (nervation). — Woodworth : *Ent. News* XXXIV, 1923, p. 33 *(Bombyx mori)*. — Zeuner : *Ann. Mag. nat. Hist.* Lond., X, 1943, p. 289 (trachées, nerv.).

Source : MNHN, Paris

LES DIPTÈRES

[14, 64, 71, 74, 77, 91, 134, 228, 233, 241, 260, 266, 286, 288, 297, 299, 307, 322, 337, 341, 342, 345, 350]

522. — Les Diptères portent ordinairement des ailes antérieures subtriangulaires; les ailes postérieures, très réduites, sont transformées en organes sensoriels, haltères ou balanciers. Les balanciers peuvent s'observer même chez les formes secondairement aptères. L'évolution peut les faire disparaître comme les ailes antérieures.

Pendant le repos les ailes sont disposées en toit ou écartées du corps. ou repliées l'une sur l'autre comme les lames d'une paire de ciseaux.

Les ailes antérieures sont habituellement membraneuses, transparentes, parfois brunies, rarement opaques. Elles peuvent présenter des taches ou des dessins spécifiques. La membrane mince peut être jaune ou brune, ou colorée de vert ou de violet, elle est parfois noircie et peut offrir des reflets métalliques. Elle peut être gaufrée et parée de couleurs irisées. Elle est nue ou couverte de microtriches répartis sur toute la surface ou réunis en plaques sur certaines cellules pour former des taches caractéristiques. Les nervures longitudinales peuvent porter des macrotriches ou des écailles variés sur une partie ou sur toute leur longueur, sur une face ou sur les deux faces de l'aile (**41**, **332**).

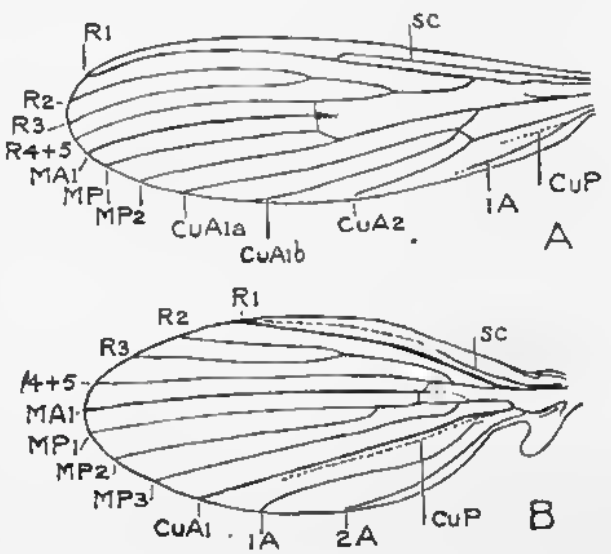

Fig. 96. — Diptères. — A, *Bruchomyia argentina* Alexander. — B, *Telmatoscopus meridionalis* Eaton.

Source : MNHN, Paris

523. — Les ailes des Diptères sont caractérisées par la perte du quatrième rameau de la nervure médiane et par une réduction plus ou moins considérable du lobe anal. Il n'y a ordinairement pas de nervures intercalaires.

La nervation est remarquable par la réduction du nombre des ramifications des nervures longitudinales et par la diminution numérique ou la disposition régulière des nervules transversales. Comme dans les autres ordres d'insectes, la nervation des ailes des Diptères peut être compliquée ou réduite à sa plus simple expression, en passant par tous les intermédiaires. La nervation alaire est spécifiquement peu variable chez les Diptères.

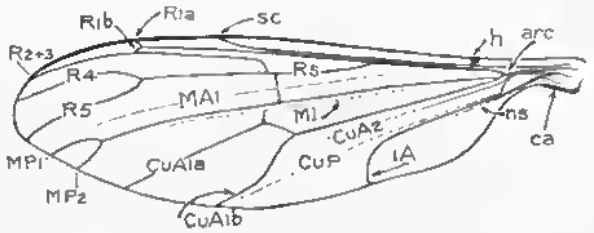

Fig. 97. — *Ptychoptera contaminata* Linné (Diptère). — *arc*, *arculus*; *ca*, cordon axillaire; *h*, nervure humérale; *M1*, médiane inférieure; *ns*, nervure séparatrice.

La nervation de l'aile des Diptères est obligatoirement celle de l'aile antérieure. Les Diptères tétraptères, trouvés dans la nature ou obtenus au laboratoire, présentent, lorsqu'elle est bien développée, une aile postérieure semblable à l'antérieure, pourvue des mêmes nervures (**324**).

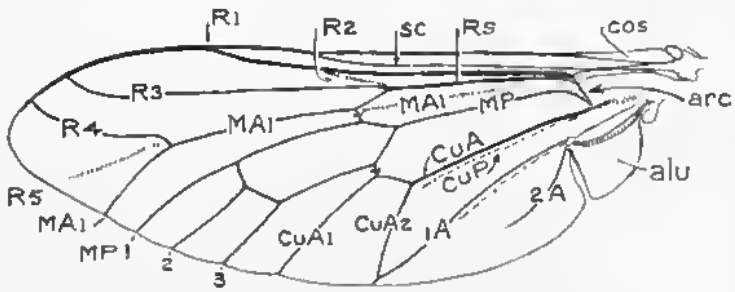

Fig. 98. — *Atylotus Franchinii* Séguy (Diptère). — *alu*, alule; *arc*, *arculus*; *cos*, *costagium*. — Le signe = placé sur une nervure indique une transverse.

524. — **Nervation.** — L'épaississement costal peut entourer l'aile (fig. 95), ou peut être interrompu à l'extrémité de l'aile, ordinairement au niveau de l'extrémité de l'une des branches du secteur radial. Il peut être « brisé » une ou deux fois sur son parcours par des « fractures ». La nervure costale présente alors, au niveau des fractures, une ou plusieurs épines sensorielles dites épines costales, sétules ou *plectra*. Chez les Diptères Brachycères

Source : MNHN, Paris

la base de la nervure costale, plus ou moins aplatie et dilatée, forme le *costagium*. Deux écailles s'observent à la base de la dilatation costale : la *basicosta*, qui est une *tegula*, et l'épaulette, qui est une dilatation du sclérite pseudocostal (**102**).

La nervure sous-costale, ordinairement simple, peut être ramifiée à l'extrémité. L'extrémité de la sous-costale peut aboutir sur le bord costal, indiquant que le rameau sc2 est perdu : c'est le cas le plus commun. Dans d'autres cas elle se réunit avec la première radiale, montrant ainsi la perte de sc1. La nervure sous-costale peut aussi subir des réductions considérables.

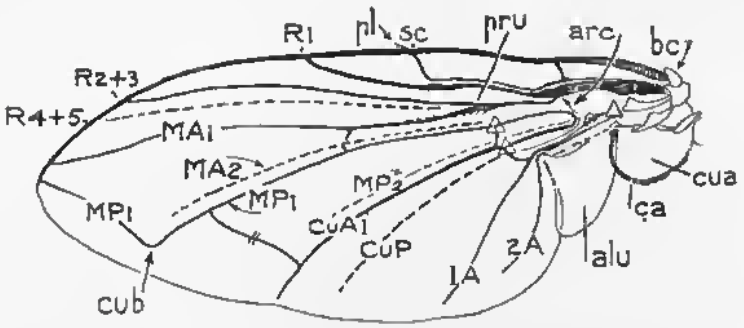

Fig. 99. — *Lucilia Caesar* L. (Diptère). — *alu*, alule ; *arc*, *arculus* ; *bc*, basicosta ; *ca*, cordon axillaire ; *cua*, cuilleron alaire (antisquame) ; *cub*, *cubitulus* ; *pl*, *plectrum* ; pru, *preupsilon*. — Le signe = indique une nervule transverse. — Le signe Δ indique l'emplacement des organes pulsatiles (« cœurs accessoires »).

525. — La nervure radiale convexe est toujours indépendante, et dans certains cas le secteur peut être muni de quatre rameaux. Chez les Psychodides tous les rameaux sont distincts, d'autres ne présentent que deux ou trois rameaux (fig. 96). Chez les Rhagionides les rameaux R2 + 3 sont coalescents. Chez les Culicides ce sont les rameaux R4 + 5 qui sont soudés. Chez d'autres les rameaux du secteur radial peuvent se réunir et disparaître ou se réduire à des plis. La radiale est simple chez les Cécidomyies.

La nervure médiane antérieure (MA1) traverse l'aile, soit comme une nervure, soit sous forme de pli *(vena spuria)* (**184**, **194** et fig. 97). La médiane antérieure est réunie à la base du secteur de la radiale et forme le tronc commun convexe RM, le *brachiolum* (fig. 100). Elle se prolonge dans la cellule discale sous forme d'un pli haut (Tabanides) (fig. 98), chitinisé par épaississement de la membrane alaire et parfois muni d'écailles ou de cils (Culicides). Dans d'autres genres la base de MA1 dépend de la radiale *(Psilopus)*. Elle peut être libre depuis la base de l'aile *(Sciara)*, comme sur l'aile hypothétique, et rejoint le faisceau cubital par une connexion basale. C'est la *vena fabida* de M. Goffe.

526. — La nervure médiane antérieure concave (MA2) porte ordinairement deux rameaux. Elle peut être réduite à un pli apical plus ou moins marqué (Muscides), ou après un coude (*cubitulus*, fig. 99) former deux rameaux, MA2a et MA2b (Asilides). Le rameau antérieur peut être bifurqué

Source : MNHN, Paris

et le rameau postérieur contracte des rapports plus ou moins complexes avec CuA1. Fréquemment, entre le rameau concave MA2 et la cubitale convexe CuA1, on remarque des plis; ce sont les vestiges de la médiane postérieure.

La nervure cubitale peut être libre et simple depuis la base jusqu'au bord de l'aile. On observe ordinairement une cubitale convexe, suivie d'un rameau concave, et une cubitale postérieure concave, souvent réduite à un pli. La cubitale postérieure peut être vestigiale dans le sillon anal.

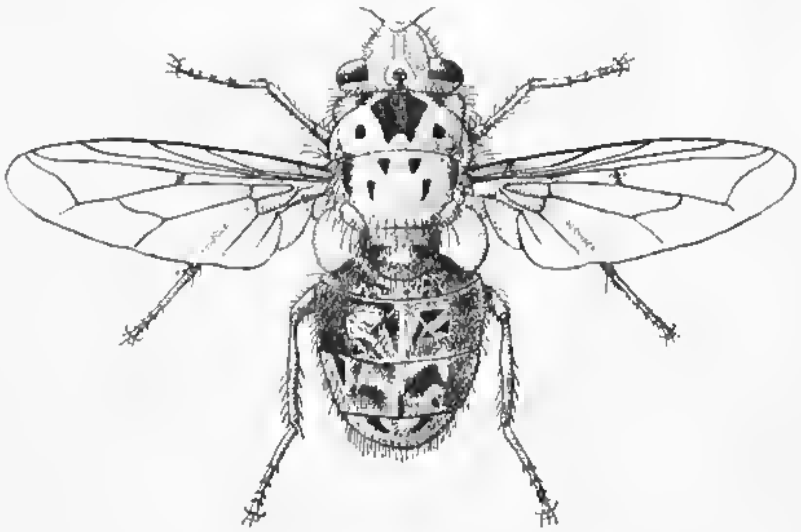

Fig. 100. — *Pharyngomyia picta* Meigen (Diptère).

527. — Un caractère de l'aile des Diptères est la coalescence des nervures MP et CuA1. Chez les *Rhyphus* les nervures MP et CuA1 gardent leur position primitive. Elles s'étendent parallèlement et aboutissent au bord de l'aile. Chez les *Pantarbes* les deux nervures se réunissent sur la plus grande partie de leur longueur et la cellule MP3 est oblitérée.

La réduction de l'aire anale entraîne une réduction parallèle de la nervation. Les trois nervures anales, lorsqu'elles sont perceptibles, atteignent rarement le bord de l'aile.

528. — *L'arculus* est formé par la réunion des nervures radiale et médiane à la base de l'aile. La base de la partie libre de la médiane se déplace le long de l'arculus et paraît ainsi provenir de la cubitale. C'est le point de jonction nommé j par les auteurs (**175** et fig. 101).

L'aile présente à la base et postérieurement, chez certains Nématocères et chez les Brachycères, un lobe libre ou alule, qui flotte pendant le vol. Sa fonction est inconnue et sa suppression ne paraît pas modifier le mouvement du vol. Ce lobe a peut être les mêmes fonctions que l'aile postérieure des Hyménoptères [**233**] (fig. 99).

Source : MNHN, Paris

529. — Cuillerons. — L'aile porte à la base et postérieurement, entre l'alule et le thorax, deux écailles membraneuses indépendantes, superposées, bordées par un épaississement en bourrelet frangé de poils : ce sont les cuillerons ou squames (**236**). Le cuilleron alaire, près de l'alule, se nomme antisquame et le cuilleron thoracique squame. Ce dernier, très développé chez certains Myodaires, peut couvrir les balanciers. A la base du cuilleron thoracique on trouve une fossette renfermant des organes sensoriels. Le rôle des cuillerons n'est pas défini (fig. 100).

Sous les cuillerons, les Syrphides présentent un organe sensoriel appelé plumule et conformé comme une plume. Le rôle de cet organe, utile pendant le vol, n'est pas connu. Les Bombyliides portent, au même endroit, une plage de poils raides (frenulum, **237**).

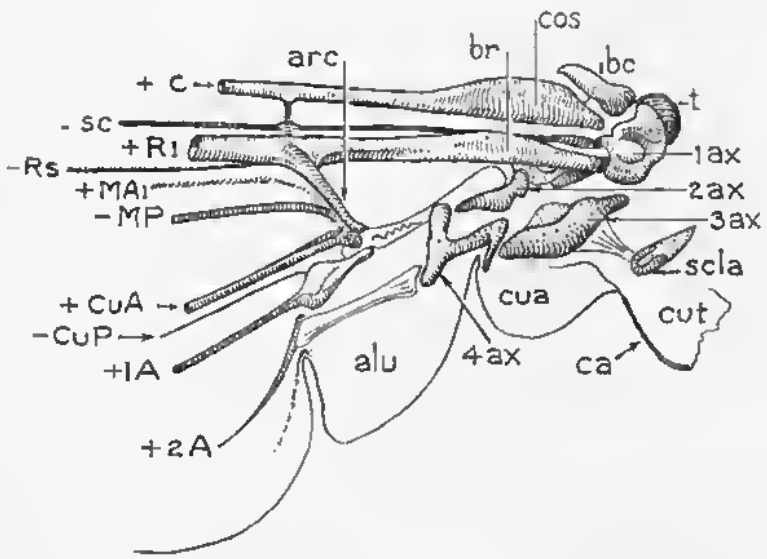

FIG. 101. — Base de l'aile d'un *Tabanus* (Diptère) montrant la disposition des sclérites axillaires (schématique). — *alu*, alule ; *arc*, *arculus* ; *ax*, *1*, *2*, *3*, *4*, sclérites axillaires ; *bc*, *basicosta* (plaque humérale) ; *br*, *brachiolum* ou *radialis* ; *ca*, cordon axillaire ; *cos*, *costagium* ; *cua*, cuilleron alaire ; *cut*, cuilleron thoracique ; *scla*, sclérite auxillaire ; *t*, *tegula* ou épaulette.

530. — Balanciers. — Les ailes postérieures sont ordinairement transformées en organes sensoriels régulateurs du vol : les balanciers (**324** et sq.).

531. — Articulation basale. — Elle est composée de quatre sclérites axillaires. Certains peuvent être divisés ; il peut également se produire de petites chitinisations supplémentaires incluses dans la membrane axillaire qui relie les différents sclérites (fig. 101).

Le premier et le quatrième axillaires forment charnières avec les apophyses thoraciques. Le premier sclérite (pseudocostal ou thoracique) com-

Source : MNHN, Paris

mande la nervure sous-costale. Le deuxième sclérite (radio-médian) est attaché à la nervure radiale. La nervure médiane et la cubitale sont plus ou moins associées au deuxième sclérite et plus ou moins étroitement à l'une des deux plaques médianes de la base de l'aile. Ces plaques ne sont pas constantes comme les sclérites articulaires. Les anales sont commandées par les troisième et quatrième sclérites, au moins chez les Diptères supérieurs. Le troisième sclérite (intermédiaire) commande la mise au repos de l'aile. Le quatrième sclérite (sclérite anal ou *medigium*) est inféodé à la partie postérieure de l'aile dont le rôle est faible chez les Diptères. La basicosta et la tegula reçoivent l'insertion des muscles moteurs de la costale.

532. — Aptérisme et polymorphisme. — Les ailes de certaines espèces de Diptères peuvent disparaître dans l'un ou l'autre sexe — ou la nervation peut être différente. Celles des Chironomides *Pontomyia* et *Clunio* sont vestigiales ou loriformes (279).

La réduction ou la perte du système alaire a pour conséquence, chez les Diptères, l'atrophie ou la disparition des organes oculaires (273).

Références. — Alexander : 4e Int. Cong. Ent., II, 1928, p. 700 (syst. radial). — Brauns : *D. Zool. Zs.*, 1, 3, 1951, p. 195 (réd. des ailes et des bal.). — Goffe : *Ent. m. Mag.*, LXXXIII, 1947, p. 225 (Syrphides). — Guibé : *Bull. biol. Fr. et Belg.*, XXVI, 1939 (Borboride). — Hardy : *Ent. m. Mag.*, XCIII, 1957, p. 86 (champ médian). — Hennig : *Beitr. Ent.*, IV, 1954, p. 245 (nervation). — Kemner : *Opusc. ent.*, Lund. 11, 1937, p. 1 (Termitoxénides). — Kunckel : Les Volucelles, Paris, 1876 (Masson). — Lower : *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, LXXVI, 1951, p. 71 (syst. radial). — Ritter : The flying apparatus of blow-fly, *Smiths. Misc. Coll.*, LVI, n° 12, 1911, p. 76. — Shannon : *Ins. Insc. Mens.*, XII, 1924, p. 34 et 137 (nervation des Brachycères). — Tokunaga : *Mem. Coll. Agric.* Kyoto, 1932, n° 19 (Chironom., *Pontomyia*) et *Phil. J. Soc.*, LVI, 1935, p. 127 (Nymphomyide). — Vignon : *Enc. ent.*, Dipt., VI, 1932, p. 133 (nervation). — West : The Housefly, New York (Cornell Univ. Pr.), 1951 (bibl. imp.).

LES COLÉOPTÉROÏDES

LES COLÉOPTÈRES

[56, 57, 74, 81, 91, 107, 193, 240, 260, 261, 334, 338, 342, 346, 355, 364, 367, 368]

533. — Les Coléoptères sont munis de deux paires d'ailes dissemblables. La paire antérieure, dure et coriace, est transformée en élytres dont les bords suturaux se juxtaposent sans se recouvrir. Les ailes postérieures, membraneuses, peuvent se replier dans le sens de la longueur ou de la largeur

Source : MNHN, Paris

et se placer au repos sous les élytres. Ce repliement entraîne des modifications dans le trajet des nervures et provoque le développement de l'aire anale.

Les élytres peuvent être lisses et luisants, striés, granuleux, couverts de tubercules, d'aspérités de formes diverses, ou d'un réseau d'arêtes. Ils peuvent être de couleur terne ou sombre, ou parés de teintes vives, mates ou brillantes et métalliques. Ils peuvent être couverts d'une pruinosité épaisse ou d'une poussière caduque, duveteux, hérissés de poils ou d'écailles de formes et de couleurs variées (**41**, **51**).

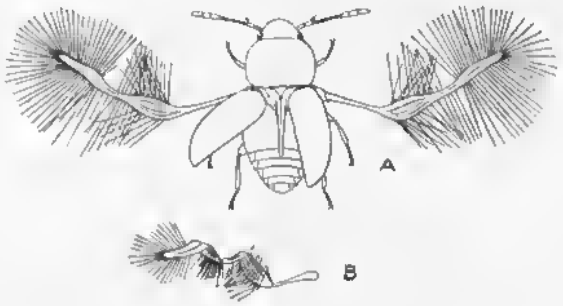

FIG. 102. — A, *Plenidium myrmecophilum* Motsch. (Coléopt.). — B, premier temps de la plure de l'aile.

534. — Pendant le vol les élytres sont généralement relevés et tenus légèrement séparés, ou largement écartés (Dytiscides), pour laisser libres les ailes postérieures qui agissent comme organes de propulsion (fig. 9).

Les ailes postérieures sont ordinairement brunies, elles peuvent être

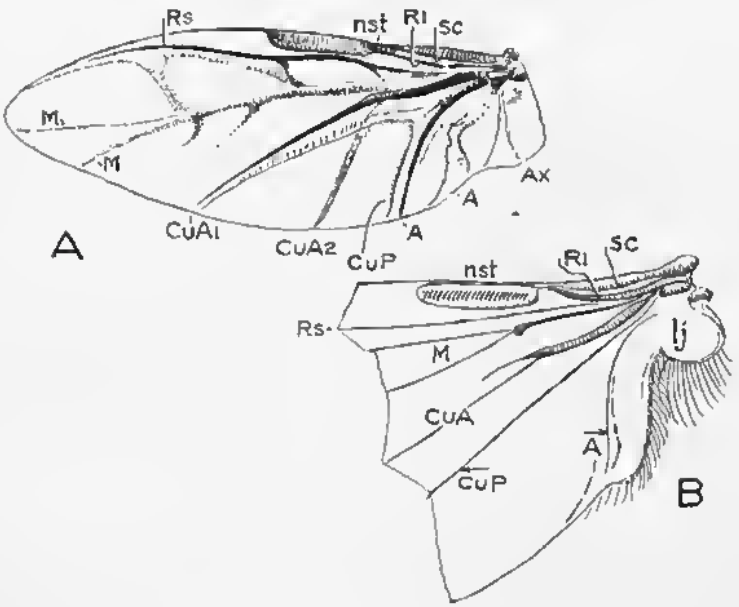

FIG. 103. — A, Aile membraneuse du *Staphylinus olens* Müll. (Coléopt.). — *Ax*, nervure axillaire ou nervure jugale; *nst*, nervure stridulante vestigiale. — B, base de l'aile volante de l'*Oxytelus sculpturatus* Gravenh.; *lj*, lobe jugal cilié; *nst*, nervure stridulante.

Source : MNHN, Paris

opalines, opaques ou transparentes, parfois de couleur vive, ou métalliques, bicolores ou unicolores. Elles sont remarquables par leur nervation et par la partie apicale, presque toujours capable de se plier automatiquement. Quelques formes portent des ailes postérieures pouvant se replier deux fois.

La transformation des ailes antérieures en élytres a été provoquée par une adaptation à une fonction de couverture et de protection. L'adaptation de l'aile motrice à l'élytre inactif a provoqué sur l'aile postérieure des modifications dues aux plis secondaires qui devaient s'établir sans diminuer la résistance de l'aile volante (188).

535. — L'aile postérieure présente des modifications du schéma originel dues aux causes suivantes :

1. Transformations de nervures ou de parties de nervures secondaires qui peuvent s'épaissir et ressembler à des nervures primaires.
2. Déplacements de transversales qui peuvent ressembler à des parties de longitudinales ou qui prolongent ces nervures; disparition des transversales : les longitudinales qu'elles unissaient pouvant se rapprocher, se mettre en contact et amener leur fusion sur un parcours plus ou moins long (fig. 106).
3. Par chitinisation plus ou moins étendue des membranes réunissant différentes nervures.
4. Par modification ou disparition des longitudinales.

L'étude des ptérothèques nymphales est d'un faible secours chez les Coléoptères. Comme chez les Hyménoptères les saillies qui figureront les nervures précèdent l'apparition des trachées dans les fourreaux alaires (127).

536. — **Ailes antérieures (Elytres).** — Les ptérothèques des nymphes des Coléoptères ne montrent pas de différences appréciables entre

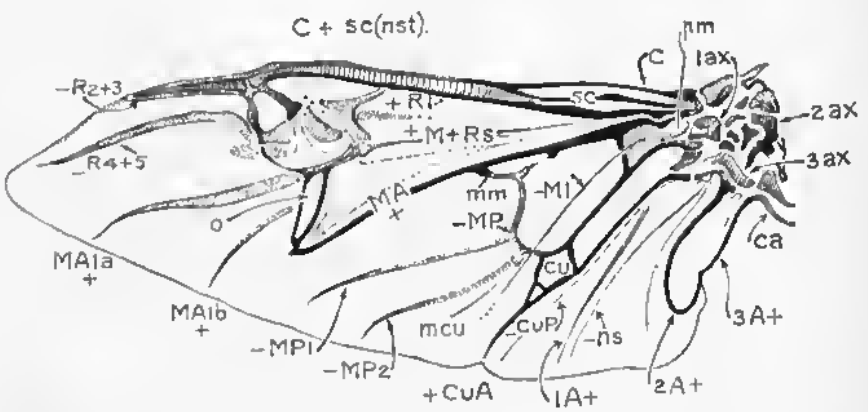

FIG. 104. — *Calosoma sycophanta* L. (Coléoptère). — *ax*, *1*, *2*, *3*, sclérites axillaires; *ca* cordon axillaire; *M1*, médiane inférieure; *o*, *oblongum*; *pm*, plaque médiane; *ns*, nervure séparatrice; *sc* (nst) sous-costale (nervure stridulante) (comparer avec la fig. 38).

Source : MNHN, Paris

les ailes antérieures et postérieures. Pendant l'évolution, l'insecte augmente la couche chitineuse de l'hypoderme sur les élytres, et accroît simultanément la dimension et la minceur des ailes postérieures.

L'élytre d'un Coléoptère est une lame bombée, épaisse et cornée. Il comprend une large surface dorsale, le disque, dont le bord interne forme la suture, et parfois une partie externe repliée, l'épipleure. L'élytre est relié au thorax par un pédoncule articulaire.

537. — Le disque de l'élytre peut être lisse et poli, ou peut présenter des stries, des aspérités plus ou moins profondes, qui correspondent à des rangées de piliers unissant les deux faces de l'élytre (ponctuation élytrale, columelles). La disposition des stries est ordinairement déterminée par les trajets des nervures primitives (fig. 7).

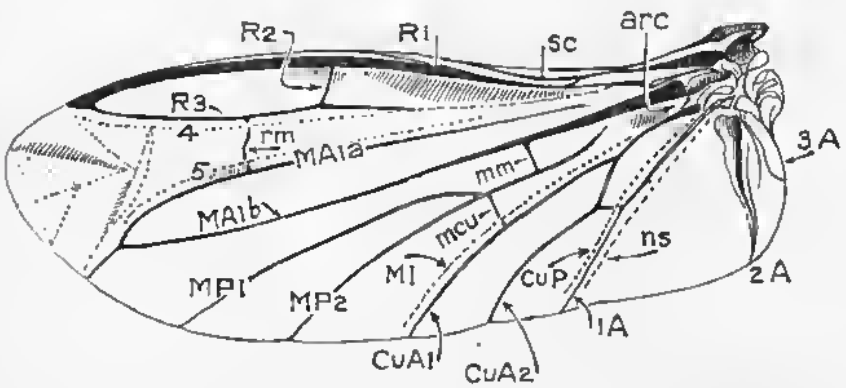

FIG. 105. — *Pyrophorus punctatissimus* Bl. (Coléopt.). — *arc.*, *arculus* ; *mcu*, transverse médio-cubitale; *M1*, médiane inférieure; *mm*, transverse médiane; *ns*, nervure séparatrice; *rm*, transverse radio-médiane.

La chitinisation du tégument ne permet pas d'observer facilement le trajet des trachées élytrales. Cependant certains Adéphages portent de grandes soies sensorielles en relation avec des trajets nerveux. Ces trajets permettent de reconstituer un schéma de nervation. Les soies sont différentes suivant qu'elles appartiennent au faisceau nerveux costo-radial ou cubito-anal.

538. — Théoriquement les nervures longitudinales des élytres sont rectilignes, leurs extrémités étant souvent réunies, sans ramifications. La nervure radiale seule est divergente sur les élytres des Coléoptères actuels.

Des nervures longitudinales secondaires (intercalaires) persistent dans les intervalles entre les nervures principales et peuvent être semblables à celles-ci.

Il se forme parfois des dilatations élytrales qui étendent la face supérieure des élytres au-delà des limites du corps. Chez le Carabique *Mormolyce* ces formations ont leur nervation particulière, avec leurs trachées provenant de la nervure sous-costale, et semblent une carène très fortement développée sur cette nervure. Ces dilatations peuvent affecter la radiale.

Source : MNHN, Paris

539. — La suture élytrale. — Permet la juxtaposition des bords des deux élytres par coaptation, de manière à former une enveloppe solide. Les appareils d'accrochage des élytres, très divers, sont étendus sur toute la longueur de l'élytre ou sur une partie seulement. Chez les espèces aptères dont les élytres ne s'ouvrent plus, les bords engrenés se déforment et ne peuvent plus se séparer. Il n'y a jamais soudure proprement dite (**309**, **318**, **319-321**).

L'épipleure est séparé du disque élytral par un pli saillant. Il commence au niveau du pédoncule basal, s'élargit dans la région humérale et diminue de largeur jusqu'au sommet de l'élytre. Le repli épipleural représente le bord antérieur de l'aile, la région comprise entre la crête radiale et le bord costal. Il est généralement remarquable par l'absence de sculpture. C'est

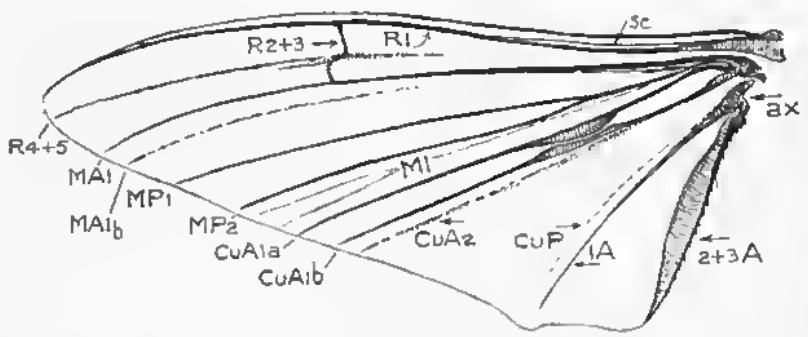

Fig. 106. — *Lymexylon navale* L. (Coléopt.). Aile membraneuse. — *ax*, sclérite axillaire anal; *M1*, médiane inférieure.

une différenciation secondaire de l'élytre adapté à sa fonction d'étui protecteur. L'épipleure correspond au champ costal du schéma alaire (fig. 27). Un épipleure distinct, non séparé par un pli, s'observe chez de nombreux Staphylinides. Il est réduit ou nul dans de nombreux cas.

540. — La base de l'élytre, sur la face inférieure, peut porter un organe membraneux appelé squame. C'est parfois un large cuilleron cilié, dont le bord antérieur ou ligament s'attache au mésonotum. Cet organe est bien développé chez les grands Coléoptères aquatiques. La squame de la *Meladema* et de l'Hydrophile est considérée comme un organe respiratoire. On trouve des alules bien développées chez des Coléoptères terrestres à vol rapide (Cicindélides [**234**]).

541. — L'articulation basale est différente pour l'élytre et pour l'aile. La base de l'élytre présente un pédoncule fortement chitinisé, formé de deux apophyses saillantes (**66**, **116** et **256**). Ces apophyses s'articulent avec les parties latérales du mésonotum par l'intermédiaire de sclérites axillaires plus ou moins modifiés.

542. — Ailes postérieures. — Chez les Coléoptères, membraneuses, subtriangulaires, présentent ordinairement une partie distale articulée qui peut se rabattre sur la partie proximale pour se placer sous les élytres (**206**).

Source : MNHN, Paris

La nervure sous-costale et la radiale, subparallèles au bord antérieur de l'aile, avec un épaississement costal, soutiennent la membrane comme un mât soutient une voile. Elles sont ordinairement confluentes et peu distinctes. Une aire pterostigmatique peut exister au-dessus de la partie apicale de la radiale antérieure (R1). Le secteur radial est diversement composé. Son trajet, ses ramifications et son degré de chitinisation sont soumis aux différents modes de pliure de l'aile. La nervure médiane antérieure convexe, ordinairement mince ou épaissie et prépondérante, peut disparaître; la médiane postérieure est variable. La cubitale antérieure convexe, presque toujours présente, est une nervure importante. La cubitale postérieure est rarement ramifiée (**211**).

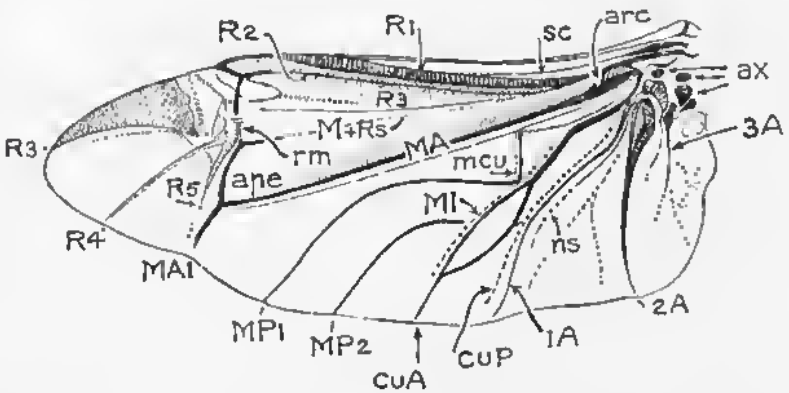

FIG. 107. — *Prionius coriarius* L. (Coléopt.) aile membraneuse. — *ape*, emplacement de l'*apertum*; *arc*, *arculus*; *ax*, axillaires; *mcu*, nervure médio-cubitale; *ns*, nervure séparatrice; *rm*, transverse radio-médiane. — Le signe = placé sur une nervure indique une transverse.

543. — Le champ postérieur est soutenu par les nervures cubitales et des nervures anales, ordinairement simples, sinueuses et unies par des transverses délimitant plusieurs cellules. La jugale s'infléchit sur le bord axillaire et détermine une boucle caractéristique (*vena arcuata*, fig. 104 [**215**]).

Chez les Oxytéliens le jugum forme un lobe isolé, longuement cilié, d'aspect particulier (fig. 103 B).

L'ordre des Coléoptères peut présenter deux types de nervation sur les ailes postérieures.

Chez les Adéphages l'aile postérieure porte une cellule close, l'oblongum, développée au dépens de la médiane à environ deux-tiers de sa base (fig. 104).

Chez les Polyphages cette cellule est absente et remplacée par une formation nommée *apertum* (fig. 107). C'est une longue cellule triangulaire, ouverte basalement, formée entre la radiale antérieurement et la médiane postérieurement (**220**). Ici la médiane est incomplètement chitinisée à la base et nommée nervure retournante. Chez les Staphylinides l'apertum est vestigial ou nul, mais la médiane, en pli épaissi, est prolongée à la marge alaire (**177**, fig. 103).

Source : MNHN, Paris

Il y a beaucoup de formes de réduction provenant du type apertum, et variant jusqu'à donner des ailes étroites, longuement ciliées sur les bords, à nervation réduite ou nulle (fig. 102).

544. — Les transverses sont peu nombreuses. Ordinairement on en trouve une dans le secteur radial, deux dans le secteur cubital, une ou deux dans la région anale.

Une nervation simple, dépourvue de transverses, s'observe chez les Clavicornes et les Lamellicornes. Les Lyméxylonides portent des longitudinales rectilignes disposées comme les rayons d'un éventail. Une transverse entre R et M représente le secteur radial (fig. 106).

545. — **Articulation basale.** — La région axillaire de l'aile postérieure est composée de trois sclérites. Les deux premiers supportent les nervures antérieures C + R + M.Cu. Le troisième commande les nervures anales de la région vannale qui se replie longitudinalement sur le remigium.

546. — **Polymorphisme.** — C'est un phénomène très répandu chez les Coléoptères. Il affecte indistinctement les mâles et les femelles. Il est immédiatement perceptible sur les ailes ou les élytres (**275, 276, 279, 284**).

L'atrophie des élytres la plus communément observée est la forme tronquée à l'apex, les segments abdominaux étant ainsi découverts. Les élytres peuvent être déhiscents et avoir une forme triangulaire. D'autres sont réduits à des écailles (**268, 272, 293, 295, 301, 303, 304**). Les *Meloë* sont aptères; leurs élytres atrophiés sont variables en longueur et en position; tantôt ils sont juxtaposés par la suture, tantôt les élytres se chevauchent, fait exceptionnel chez les Coléoptères.

Les Malacodermes ont des mâles ailés, porteurs d'élytres entiers. La femelle est aptère, les élytres sont réduits ou nuls. Chez les Lycides les élytres mâles sont très renflés et élargis au milieu. Cet élargissement ne correspond pas à une modification du reste du corps. Les femelles de quelques Elatérides sont plus grandes, plus lourdes, aptères et constamment terricoles. Dans la famille des Ipides les femelles des *Xyleborus* peuvent être ailées et de grande taille, les mâles sont pygmées et aptères.

Références. — Balfour-Browne : *J. micr. Soc.* Lond., LXIII, 1943, p. 55 (nervation). — Corset : *Bull. biol. Fr. et Belg.*, suppl. XIII, 1931, p. 50 (coapt.). — Forbes : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XV, 1922, p. 328 (nerv.). — Graham : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XV, 1922, p. 191 (nerv.). — Hebendey : *Z. morph. Oekol. Tiere*, XXXIII, 1938, p. 667 (élytres). — Jackson : *Trans. R. Soc.* Edinburg, LV, 1928, p. 665 *(Silona)*. — Jeannel : *Arch. Zool. exp.*, LXIV, 1925, p. 1 (élytres). — Kleine : *Arch. Naturg.* Berlin, LXXXV, 1923, p. 1 (Brentbides). — Kuhne : *Zs. wiss. Zool.*, CXII, 1915, p. 692 (nerv.). — Lengerken ap. Schulze : Biol. Tiere Deutschl., 24, Teil 40 — Oertel : *Zs. Morph. Oek. Tiere*, I, 1924, p. 793 (nerv.). — Orchymont : *Ann. Soc. ent. Fr.*, LXXXIX, 1921, p. 1 et *Ann. Soc. ent. Belg.*, LXI, 1921, p. 256 (nerv.). — Paulian : Les Coléoptères, 1943. — Richter : *Rev. ent. U. R. S. S.*, XXVI, 1935, p. 25 (nerv. des élytres). — Ruschkamp : *Zoologica*, XXVIII, 1927, p. 88 (ailes). — Saalas : *Ann. Zool. Soc. z.-b. Fennicae*,

Source : MNHN, Paris

IV, 1939 (Cérambycides). — SEMENOV : *Rev. russe Ent.*, III, 1903, p. 85 (base de l'élytre). — TOWER : *Zool. Jahrb., Anat.*, XVII, 1903, p. 517 (dével. des ailes). — VIGNON : *C. R. Acad. Sc.*, Paris, CLXXXIX, 1929, p. 199 (morph.), et CXCIV, 1932, p. 563 et 1517 (aile post.). — WILSON (J. W.), *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXIII, 1930, p. 305 (Cucujides). — WILSON (S. J.) : *J. N. Y. ent. Soc.*, XLII, 1934, p. 65 (Chrysom.).

LES STREPSIPTÈRES

547. — L'aile antérieure des Strepsiptères ou Rhipiptères affecte la forme d'un « balancier » comparable à celui des Diptères. C'est un appendice assez long, mobile, élargi apicalement, membraneux, plus ou moins pubescent, inséré sur la partie antéro-latérale du mésothorax. Un épaississement antérieur est formé par la coalescence de trois nervures longitudinales, costale, radiale et cubitale. Dans la région basale on observe un organe sensoriel formé par deux champs de sensilles, un dorsal et un ventral. La partie apicale de ce « balancier » porte un organe chordotonal (**241**, **325**, **371**).

L'aile postérieure, attachée à la partie moyenne et latérale du métathorax, est longue, ample, molle, blanchâtre ou opaline et pubescente. Elle peut s'étaler et se replier en éventail. Elle porte des nervures longitudinales rectilignes, simples, théoriquement au nombre de huit au maximum, rare-

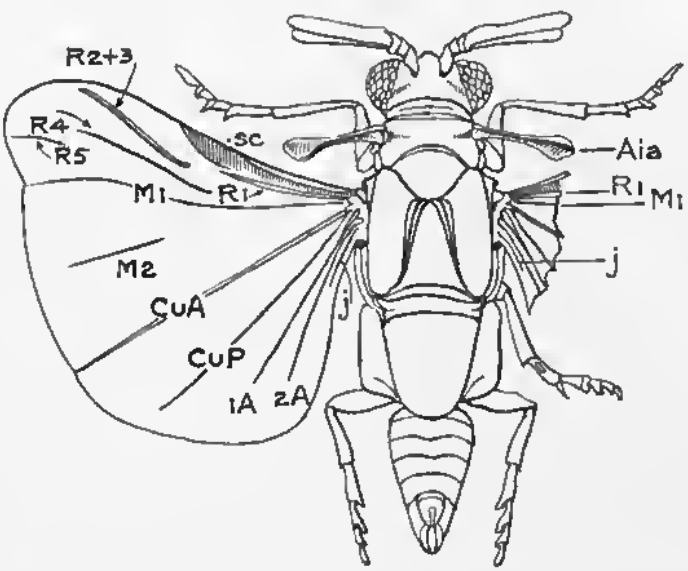

FIG. 108. — *Pseudoxenos* mâle (Strepsipt.). — *Aia*, aile antérieure (" pseudo-élytre ou pseudo-haltère "); *j*, nervure jugale.

Source : MNHN, Paris

ment fourchues : costale, sous-costale, radiale, médiane, cubitale, deux ou trois nervures anales et une jugale rudimentaire (fig. 108). Les secteurs radial et médian sont souvent représentés par des rameaux détachés de la branche basale. Il n'y a jamais de nervures transverses, sauf chez le *Mengea tertiaria*, dont l'aile porterait une « transverse » dans le champ anal.

Les ailes s'articulent sur de petits sclérites axillaires mobilisés par des muscles striés du type habituel. Il n'y a pas d'organe d'accrochage permettant le couplage des ailes antérieures et postérieures.

Les Strepsiptères sont, avec les Coléoptères, les seuls insectes dont le métathorax est plus important pour le vol que le mésothorax.

Références. — Cooper : *Proc. ent. Soc.* London, XIII, 1938, p. 31. — Luna de Carvalho : *Public. Culturais da Comp. de Diamantes de Angola*, n° 29 (1956). — Pierce : *Bull. U.S. Nat. Mus.*, n° 66, 1909, et *Proc. U. S., Nat. Mus.*, LIV, 1918, p. 391. — Ulrich : *Z. Morph. Oekol. Tiere*, Berlin XVII, 1930, p. 552.

LES HYMÉNOPTÉROÏDES

LES HYMÉNOPTÈRES

[65, 74, 102, 104, 127, 202, 222, 229, 235, 240, 265, 279, 293, 300, 339]

548. — Au repos les ailes sont repliées en lames de ciseaux et disposées sur la face dorsale de l'abdomen, ou placées le long du corps, non disposées en toit.

Les ailes antérieures sont toujours plus développées que les postérieures. La membrane des deux ailes est épaisse et vitreuse, souvent à reflets métalliques bleus, verts, violets ou pourprés — ou la membrane, colorée en jaune ou en brun, offre rarement des dessins caractéristiques. Les ailes peuvent porter des thyridies (**226**).

Le schéma habituel de la nervation est profondément modifié. Comme chez certains Coléoptères la formation des nervures dans la ptéropthèque nymphale précède l'apparition des trachées. Les nervures principales et les transverses sont ordinairement épaisses, disposées de manière à diviser l'aile en cellules closes, de formes irrégulières.

La coaptation des deux ailes est régulière chez les Hyménoptères. Elle est ordinairement assurée par des crochets placés sur la nervure costale des ailes postérieures (**316**, fig. 26, 34 et 110).

549. — **Ailes antérieures.** — La base de l'aile antérieure est protégée par une large pièce chitinisée, la *tegula*, qui cache le plus souvent le premier

Source : MNHN, Paris

sclérite axillaire et la plaque médiane intermédiaire antérieure. Souvent un pterostigma bien développé, chitinisé et opaque.

La sous-costale peut être confondue avec la nervure radiale. La nervure radiale présente deux branches. La radiale antérieure limite postérieurement le pterostigma et se prolonge sur la marge de l'aile jusqu'à l'intersection du rameau apical du secteur radial. Le secteur radial forme des rameaux récurrents qui limitent les différentes cellules radiales placées dans la partie

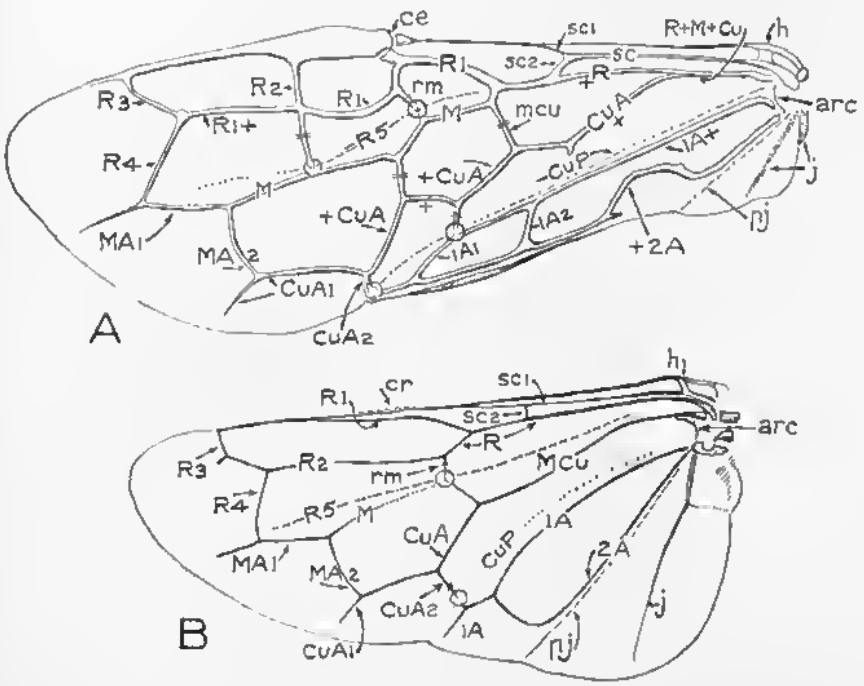

Fig. 109. — *Acantholyda nemoralis* Thomson (Hyménopt.). — A, aile antérieure. — B, aile postérieure. — *arc*, *arculus* ; *ce*, césure; *cr*, crochets; *h*, transverse humérale; *j*, nervures jugales; *mcu*, nervure médio-cubitale; *pj*, pli jugal; *rm*, nervure radio-médiane. — Le signe ○ placé sur une nervure indique l'emplacement d'une thyridie. — Le signe = indique les nervules transverses.

distale de l'aile. La médiane antérieure convexe peut être observée, mais elle n'est pas bifurquée à la base (ce qui distingue l'aile des Hyménoptères de celle des autres insectes), et sa base peut être cohérente avec Rs ou avec Cu. Un rameau apical de la médiane est toujours libre; sur les ailes antérieures des Ichneumonides, lorsque la partie apicale de la médiane est incomplète, elle forme le *ramellus* de Tillyard. La nervure cubitale peut être libre à la base ou inféodée à la médiane. Elle peut présenter deux rameaux à l'apex (fig. 109).

550. — Les nervures de l'aile antérieure partant de la base se dirigent parallèlement au bord postérieur vers l'angle anal. Elles peuvent être reliées aux cellules cubitales par des nervures récurrentes. Ces nervures sont dites

Source : MNHN, Paris

« brachiales ». Pour certains auteurs les nervures brachiales commencent à la base de l'aile antérieure et se dirigent parallèlement au bord interne vers l'excision préanale. C'est la médio-cubitale (M + Cu) des auteurs américains.

La nervure cubitale antérieure et la nervure anale sont réunies à la base par une transverse, l'arculus postérieur convexe, comme chez les *Bittacus* et les *Sialis*. La cubitale postérieure est présente chez les Lydines et rejoint la première anale (fig. 109).

Une ou plusieurs nervures anales sur l'aile antérieure, la deuxième et la troisième parfois réduites ou vestigiales.

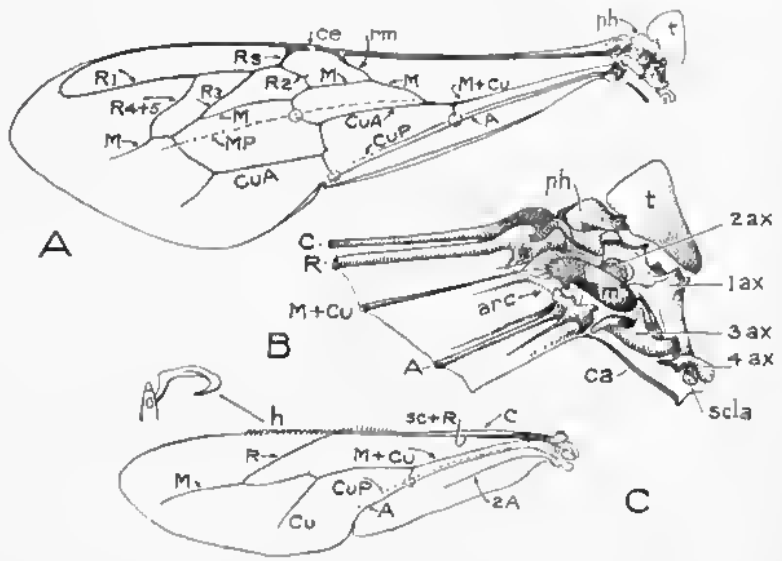

FIG. 110. — *Apis mellifica* L. (Hyménopt.). Ailes de l'ouvrière. — A, aile antérieure. — B, base de l'aile antérieure montrant la disposition des sclérites axillaires. — C, aile postérieure; un crochet (hamule) grossi. — *arc*, *arculus*; *ax*, sclérites axillaires; *ca*, cordon axillaire; *ce*, césure; *h*, hamules; *m*, plaque médiane; *ph*, plaque humérale; *rm*, nervure radio-médiane; *scla*, sclérite axillaire; *t*, *tegula*. — Le signe = placé sur une nervure indique une transverse. — Le signe ○ indique les bulles ou thyridies.

551. — Chez les Chalcidides les ailes sont normalement développées, mais la nervation est simplifiée. Les petits Hyménoptères : Trichogrammides, Mymarides, ne présentent que le ptérostigma, le bord des ailes est longuement cilié et les crochets qui assurent le couplage des ailes antérieures et postérieures ont disparu (**33**).

Les nervules transversales sont habituellement aussi larges que les autres et parfois pourvues de trachées. Ces transverses sont souvent des rameaux déformés des éléments longitudinaux. Les Guêpes et les Abeilles portent sur l'aile antérieure, et habituellement sur l'aile postérieure, des nervules transverses interrompues au niveau de MCu et de CuA. Ces amincissements, souvent striés, correspondent au pli longitudinal de l'aile. On

Source : MNHN, Paris

les désigne sous le nom de bulles ou nygmata, homologues des thyridies des Névroptères et des Trichoptères (226).

Pendant le repos les ailes antérieures des Vespides, des Leucospides et des Gasteruptionides sont pliées en long (190, 249).

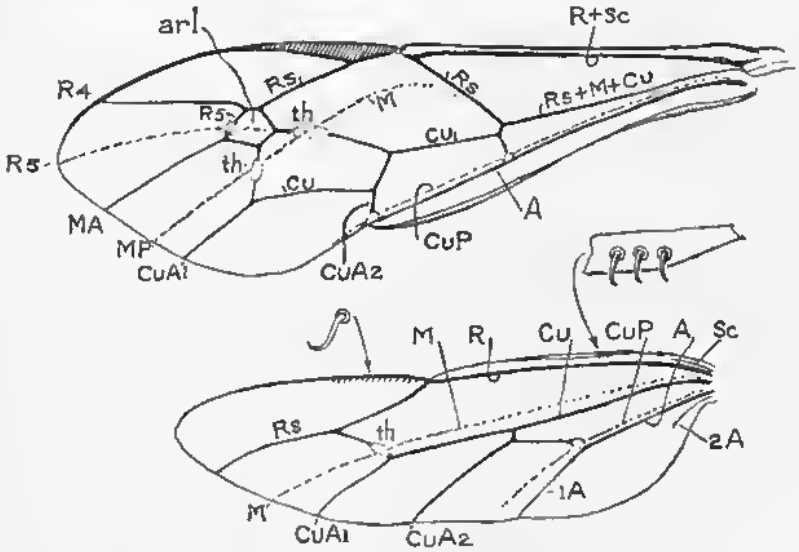

Fig. 111. — *Banchus falcator* F. (Hyménoptère Ichneumonide). — *arl*, aréolette ; *th*, thyridies.

552. — Ailes postérieures. — Les ailes postérieures montrent une nervation réduite (fig. 110 et 112). La costale, plus ou moins développée, peut porter des hamules ou des crochets destinés à faciliter le couplage des ailes antérieures et postérieures. La sous-costale est présente dans la plupart des cas. La nervure radiale est souvent confondue avec la sous-costale et

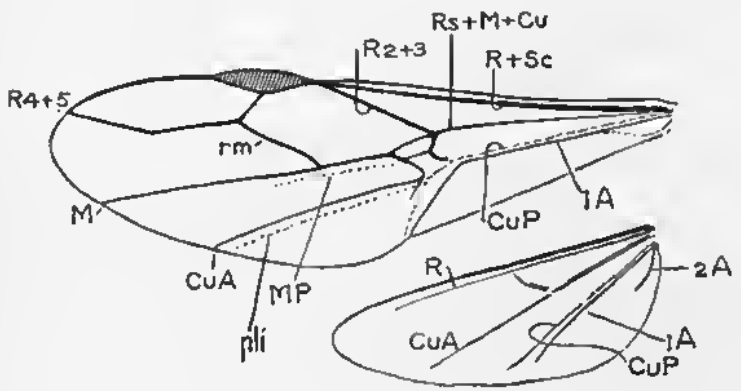

Fig. 112. — *Gasteruption affectator* Linné (Hyménoptère Évanilde).

Source : MNHN, Paris

la radiale à la base. Le secteur radial peut offrir un ou deux rameaux. La médiane peut être confondue avec la cubitale, les deux nervures, simples, pouvant être libres dans la partie proximale de l'aile. Une ou deux anales. Le lobe anal, lorsqu'il existe, peut se replier sous l'aile. Parfois un lobe jugal avec une nervure.

553. — Coaptations. — L'appareil de couplage des ailes est formé par une série plus ou moins importante de crochets fixés sur la nervure costale des ailes postérieures. Ces crochets ou hamules se placent sur un repli en gouttière des ailes antérieures (**316, 371** et fig. 26 et 34).

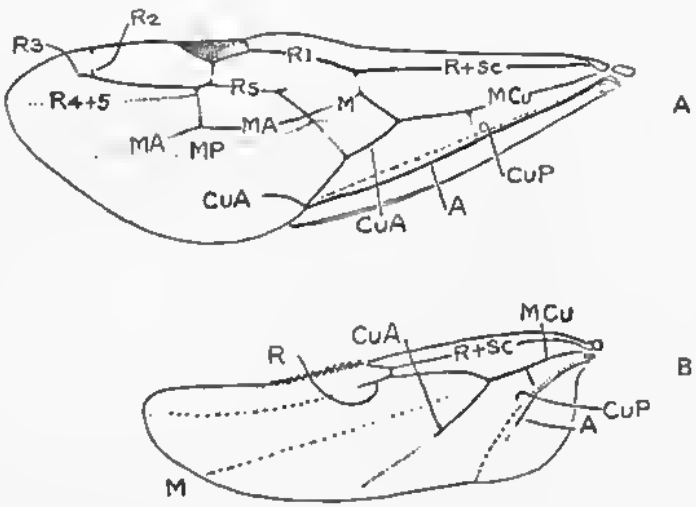

Fig. 113. — *Atta barbara* Linné (Hyménoptère Formicide) — Ailes antérieure (A) et postérieure (B).

Au moment du vol la gouttière de l'aile anterieure se prend dans les hamules. Les deux ailes d'un même côté ne font alors qu'une même surface portante. La gouttière et les hamules se forment indépendamment les uns des autres dans les ptérothèques de la nymphe. L'appareil d'accrochage est réduit ou nul chez les Microhyménoptères.

554. — Articulation basale. — Elle est composée de quatre sclérites axillaires aux ailes antérieures et postérieures.

Il y a quatre sclérites axillaires chez les Abeilles; le quatrième est peu développé. Le premier s'articule avec la plaque médiane; le deuxième est articulé avec le premier et le troisième; le troisième est en relation avec la dilatation basale de la nervure anale; il donne insertion au muscle fléchisseur sur un prolongement postérieur; le quatrième est intermédiaire entre le premier et le troisième (fig. 110).

Les sclérites supplémentaires sont associés avec les extrémités proximales des nervures alaires.

Source : MNHN, Paris

Dans le milieu de la base alaire on trouve l'unique plaque médiane en baguette recourbée. Cette plaque est théoriquement dépendante de la médiane et de la cubitale comme chez les autres insectes.

Une plaque humérale allongée est articulée à l'extrémité proximale de la costale.

555. — Polymorphisme de juxtaposition. — Chez les Fourmis les formes intermédiaires entre les femelles vraies, ou royales, et les ouvrières, sont dites ergatogynes. Ces formes paraissent dépendre des soins et de la nourriture donnés aux larves par les ouvrières (**281**).

556. — Polymorphisme parasitaire. — Les représentants de certaines Fourmis tropicales sont parfois parasités au stade larvaire ou prépupal par des *Orasema* (Chalcidides). Ces Fourmis n'atteignent pas l'état d'imago : les ailes sont supprimées et beaucoup de parties avortent. Un tel individu est nommé phthisaner, phthisogyne ou phthisergate suivant la caste.

De même certains individus peuvent être parasités par un Nématode *Mermis*. Ce parasitisme provoque un raccourcissement des ailes chez le mâle ou la femelle. Un individu parasité par ce ver s'appelle mermithaner, mermithogyne ou mermithergate.

Le ptérergate est une ouvrière ou un dinergate (soldat) muni d'ailes vestigiales et dont le thorax n'est pas modifié.

Références. — Bradley : *Univ. Calif. Publ., Techn. Bull., Entom.*, I, 369, et *Mém. Soc. ent. Belg.*, XXVII, 1955, p. 127. — Brown et Nutting : *Trans. Amer. ent. Soc.*, LXXV, 1949, p. 113. — Burks : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXI, 1938, p. 157. — Crosskey : *Trans. ent. Soc.* London, CII, 1951, p. 247 (Evanides). — Emery ; *Rev. suisse Zool.*, XXI, 1913, p. 577 (Formicides). — Forbes : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XVIII,' 1925, p. 22 (aile hypothétique). — Frankenberg : *Nat. u. Volk.*, LXXI, 1941, 230 (Sirex). — Gibbons : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXVIII, 1935, p. 47 (cell. cubitale). — Hoffmeyer : *Ent. Medd. Copenh.*, XVIII, 1932, p. 58 (sensilles). — Lanham : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XLIV, 1951, p. 614 (nervation). — Picard : *Bull. biol. Fr. et Belg.*, LVII, 1923, p. 469 (Chalcid.). — Reid : *Trans. ent. Soc.* Lond., XCI, 1941, p. 367 (thorax des H. ap. ou subapt.). — Riegel : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XLI, 1918, p. 439 (Braconides). — Ross : *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXIX, 1936, p. 99 (orig. de l'aile des H. et nervation). — Santschi : *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, Berne, XV, 1933, p. 557 (n. cubitale des Formicides). — Schluter : *Zs. Morph. Oekol. Tiere*, XXVII, 1933, p. 488 (devel. al. d'un *Habrobracon*). — Snodgrass : *Smiths. Misc. Coll.*, CIII, 1942 (mécan. thoracique de l'abeille). — Tillyard : *Trans. ent. Soc. Lond.*, LXXV, 1927, p. 307. — Vignon : *C.R. Acad. Sc.* Paris, CLXXXIX, 1929, p. 499 (morph. al.). — Weber : *Zool. Jahrb., Anat.*, XLVII, 1925, p. 1 (morph. thorax *Vespa crabro*).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Adolph (C. E.) : 1879. Ueber Insektenflügel. Nova Acta k. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., **41**, p. 215-291, pl. — 1920. Sur Morphologie der Ephemeridenflügel. Fortsetzung und Schluss der Abhandlung über *Epeorus assimilis*, l. c., **106**, p. 1-74, 15 pl.

Alexander (C. P.) : 1927. The interpretation of the radial field ot the wing in the Nematocerous Diptera, with special reference to the *Tipulidae*. Proc. Linn. Soc. N.S.W., Sydney, **52**, p. 42-72, fig. — 1927. New or little known nearctic species of *Trichopteridae* (terminology of venation). Part. I. Canad. Ent., **59**, p. 66, fig.

Amans (C. P.) : 1885. Comparaisons des organes du vol dans la série animale. Ann. Sc. Nat., Zool., **19**, p. 9-222, pl.

Andretta (C. d' et M. A. V.) : 1916. As especies neotropicais da familia *Simuliidae* Schiner (Diptera Nematocera). II, Mem. Inst. Osw. Cruz, **44**, p. 401-412, fig. — Id., II, **45**, (1918), p. 667, fig.

Andrews (H. W.) : 1942. Wing-markings in Diptera. Proc. Trans. S. Lond. ent. nat. Hist. Soc., pt. **2**, p. 62. pl.

Arnhart (L.) : 1929. Ein interessantes Organ auf der Vorderflügelfläche von *Chalcididae* und einige *Proctotrupidae*. Zool. Anz., Leipzig, **80**, p. 174, fig.

Arrow (G. J.) : 1912. The origin of stridulation in beetles. Proc. ent. Soc. Lond. ,(A), **17**, p. 83.

Asahina (Syoziro) : 1954. A morphological study of relic Dragonfly *Epiophlebia superstes (Odonata Anisozygoptera)*. Tokyo (Jap. S. Prom. Sc.).

Aubert (J.) : 1945. Le microptérisme chez les Plécoptères (Perlariés). Rev. suisse Zool., **52**, p. 395.

Aubin (P. A.) : 1914. The Buzzing of Diptera. Journ. R. Microsc. Soc., p. 329.

Audouin (J. V.) : 1824. Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés et celui des insectes hexapodes en particulier. Ann. Sc. nat., Zool., **1**, p. 97-135 et p. 416-432, fig.

Badonnel (A.) : 1934. Recherches sur l'anatomie des Psoques. Bull. biol., Paris, suppl. XVIII. — 1935. Observations sur la biologie de *Lachesilla pedicularia*. Bull. Soc. zool. Fr., **60**, p. 105-115, fig. — 1948. L'effet de groupe chez le *Psyllipsocus Ramburi* (Psocoptères). l. c., **73**, p. 80.

Bailey (S. F.),1937. The composite thrips, *Microcephalothrips abdominalis*. Canad. Ent. **69**, p. 121, fig.

Balfour-Browne (F.) : 1943. The wing-venation with special reference to the *Hydradephaga* and some homologies with the *Polyphaga*. J. R. micr. Soc., London, **63**, p. 55-81, fig.

Source : MNHN, Paris

Bali (B.) : 1936. Étude sur les nervures transversales dans les ailes d'*Anopheles maculipennis* de l'Asie Mineure. Bull. Soc. Path. exot., **29**, p. 518, fig.

Balthasar (V.) : 1942. Ueber der Nervatur der Hinterflügels der Lamellicornien. Eine phylogenetisch-systematische und vergleichend-morphologische Studie. Vest. Ceské Spolec. Nauk, Praha, n° 11, p. 1-44, pl.

Barber (G. W.) : 1937. Variation in populations and size of adults of *Trichogramma minutum* emerging from eggs of *Heliothis obsoleta*. Ann. ent. Soc. Amer., **30**, p. 263.

Barbieri (N. A.) : 1939. L'ampoule articulée des Diptères (balancier), organe de respiration et de direction du vol. Trans. 7e fnternat. Kongr. Ent., Berlin, **2**, p. 628, pl.

Barrett (C. G.) : 1882. Odour emitted by the male of *Hepialus hectus*. Ent. mon. Mag., **19**. — Id., Singular habits of *Hepialus hectus*. l. c., **23**. — Id., 1892, Scent of the male of *Hepialus humuli*., l. c. (2), **3**.

Barth (R.) : 1937. Bau und Funktion der Flügeldrusen einiger Mikrolepidopteren. Untersuchungen an der Pyraliden : *Aphomia gularis, Galleria mellonella, Plodia interpunctella, Ephestia elutella* und *E. kühniella*. Z. wiss. Zool., Leipzig, **150**, p. 1-37, fig.

Baus (A.) : 1936. Die Reduktion der Flügel und Flügelsinneskuppeln bei Lepidopteren. Z. morph. Oekol. Tiere, **32**, p. 1. 1-46, fig.

Beall (G.) et Williams (C. B.) : 1945. Geographical variation in the wing length of *Danaus plexippus* (Lep. Rhopal.). Proc. ent. Soc. Lond. (A), **20**, p. 65-76.

Becker (E. G.) : 1958. On the problem of the origin and development of the wings in Insects, V. A contribution to the knowledge of ontogeny and phylogeny in the organs of flight in *Orthoptera Saltatoria*. Revue d'Ent. de l'U.R.S.S., **37**, p. 775, fig.

Becker (H.) : Die Entwicklung des Flügelgeäders bei *Phyllodromia germanica*. Zool. Jahrb., Anat., **41**, p. 377-410.

Beer (S.) : 1912. Ricerche sulla morfologia dei disegni nelle ali dei Papilionidi. Comment. pontif. Acad. Sc., Roma, **6**, p. 27-181, 2 pl., fig.

Behrends (J.) : 1935. Ueber die Entwicklung des Lakunen. Ader und Trachensystems während der Puppenruhe in Flügel der Mehlmotte *Ephestia külniella*. Z. Morph. Oekol. Tiere, **30**, p. 573-596, fig.

Bemmelen (van J. F.) : 1920. The interrelations of the species belonging to the genus *Saturnia*, judged by the colour-pattern of their wings. Proc. Acad. Sci. Amsterdam, **22**, p. 447-456, pl. — Id., The wing-design of *Chaerocampinae*., l. c. p. 738-747, fig. — Id., The wing-design of mimetic butterflies., l. c., **23**, (1922), p. 877-886.

Berhorn (C.) : 1948. Genetische Untersuchungen am Flügelgëader der Mehlmotte *Ephestia Kühniella*. Z. Vererbgsl., **82**, p. 448-478.

Berlese (A.) : 1909. Gli Insetti, loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. Milano, p. 106, 242, 358, etc.

Bernard Deschamps (M.) : 1835. Recherches microscopiques sur l'organisation des ailes des Lépidoptères. Ann. Sc. nat., (2) **3**. — Id., 1845. Recherches microscopiques sur l'organisation des élytres des Coléoptères, l. C. (3), **3**, p. 351.

Source : MNHN, Paris

BERNET-KEMPENS (K. J. W.) : 1923. Abbildungen von Flügelgeäder der Coleopteren. Ent. Mitt. Berlin, **12**, p. 71-115, 792 fig. — 1923. Iets naar aanleiding van d'Orchymont « Aperçu de la nervation alaire des Coléoptères ». Tijdschr. Ent., **66**, p. 129, fig. — 1924. Das Flügelgeäder der Käfer. Ent. Mitt. Berlin, **13**, p. 15-63, pl.

BETTEN (C. et al.) : 1934. The caddis flies of *Trichoptera* of New York State. Bull. N. Y. St. Mus., Albany, n° 292, 576, p., 67 pl., fig.

BEZZI (M.) : 1916. Riduzione e scomparsa delle ali negli insetti ditteri. Natura. Milano, **7**, p. 85-182, fig.— 1922. The first Eremochaetous Dipteron, with vestigial wings. Ann. Mag. Nat. Hist. (9), **9**, p. 323-328, fig.

BLAISDELL (F. E.) : 1932. Studies in the Tenebrionid tribe *Scaurini*. A monographic revision of the *Eulabes* (Col.). Trans. Amer. ent. Soc., **58**, p. 35-101, pl.

BLOOD (R.) : 1935. The Anatomy of *Pyrota mylabrina*. J. New York ent. Soc., **43**, p. 1-16, pl.

BOLIVAR Y PIELTAIN (C.) : 1943. Nuevos datos sobre *Paratrechus* mexicanos y acerca de la variabilidad alar de algunas especies. An. Esc. nac. Cienc. biol., Mexico, **3**, p. 163-178, fig.

BOLLES-LEE (A.) : 1885. Les balanciers des Diptères, leurs organes sensifères et leur histologie. Recueil zoologique suisse, **2**, p. 364-392, fig.

BOOST (C.) et LUDWIG (W.) : 1939. Ueber Rechts-Links-Flügellage bei einem Kleinschmetterling *(Aphomia sociella)*. Z. Naturw., Halle, **93**, p. 89.

BORNER (C.) : 1910. Die Flügeladerung der *Aphidina* und *Psyllina*. Zool. Anz. Leipzig, **36**, p. 16.

BORROR (D. J.) : 1915. A Key to the new World genera of *Libellulidae*. Ann. ent. Soc. Amer., **38**, p. 168-194, fig.

BRADLEY (J. C.) : 1922. The taxonomy of the Masarid Wasps. Univ. Calif., Publ., Techn. Bull., Entom., **1**, p. 369-464, pl. — 1931. Guide to the study of the wings of insects. Ithaca, N. Y. (Daw. Illston), pl. et fig. — Id., Brief laboratory guide and exercises in phylogeny, l. c., 9 p., 13 pl. — 1939. A laboratory guide to the study of the evolution of the wings of insects, l. c., 2e édit., 60 p., 83 pl., fig. — 1955. The wing-venation of *Chalcidoidea* and some allied *Hymenoptera*. Mémoires Soc. ent. Belg., XXVII, Volume jubilaire, p. 127-137, fig.

BRAUN (A. F.) : 1919. Wing-structure of Lepidoptera and the phylogenetic and taxonomic value of certain persistent Trichopterous characters. Ann. Amer. Ent. Soc. ,**12**, p. 319-366, pl. — Id., 1924, The frenulum and its retinaculum in the *Lepidoptera*, l. c., **17**, p. 231-256, pl. — Id., 1928, Phylogenetic significance of the frenulum retinacula in the *Gelechioidea (Microlepidoptera)*, l. c., **21**, p. 463.

BRAUN (A. F.) : 1933. Pupal tracheation and imaginal venation in *Microlepidoptera*. Trans. Amer. ent. Soc., **59**, p. 229-268, pl.

BRAUNS (A.) : 1938. Ueber Flügelrudimente der Dipterengattung *Chionea* Dalm. (Fam. *Limnobiidae*). Zool. Anz., Leipzig, **123**, p. 180, fig. — Id., Die Flügelruckbildung bei der Strandfliege *Conioscinella brachyptera* Zett. *(Dipt. Chloropidae)* und die Beziehungen zur Ausbildung der Flügelsinneskoppeln, l. c., p. 281-295, fig. — 1951. Flugel- und Halteren-

Source : MNHN, Paris

reduktion bei Dipterenarten von Kerguelen-Inseln. Deutsche Zool. Zs., **1**, 3, p. 195, fig.

Breed (R. S.) et Rall (E. F.) : 1912. The interlocking mechanismus which are found in connection with the elytra of *Coleoptera* (abst.). Proc. 7th Int. Zool. Cong. Cambridge Mass., p. 600-661.

Brongniart (Ch.) : 1893. Recherches pour servir à l'histoire des Insectes fossiles, précédées d'une étude sur la nervation des ailes des Insectes. Saint-Étienne (Théolier), 2 vol.

Brown (W. L.) et Nutting (W. L.) : 1949. Wing-venation and the phylogeny of the *Formicidae*. Trans. Amer. ent. Soc., **75**, p. 113-132, pl.

Bryk (F.) : 1917. Uber das Abändern der Rippenkonfiguration in genus *Parnassius*. Beiträge zur Entwicklung das Rhopalocerengeäders. Arch. Natg. Berlin, (A), **82**, p. 35-74, 2 pl., fig. — 1923. Zur genaueren Festhaltung der Flügeltracht von *Papilio maacki*. — Intern. ent. Zs. Guben, **17**, p. 52, 57. — 1928. Ein Weiterer Beitrag zur Abändern des Acraeen-Geäders. Ent. Z. Frankfort., **42**, p. 171, fig.

Bryk (F.) et Eisner (C.) : 1937. Geäderaberrationen in Coll. C. Eisner. Parnassiana, **4**, p. 21-38.

Buddenbrock (W. v.) : 1930. Der Flug der Insekten. Handb. norm. path. Physiol., **15**.

Bugnion (E.) : 1907. Les glandes cirières de *Flatta marginella*. Fulgorelle porte-laine des Indes et de Ceylan. Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. (5), **43**, p. 5.

Bull (L.) : 1904. La chronophotographie des mouvements rapides. Bull. Soc. Philomath., Paris, (9), **6**, p. 192-199. — 1904. Mécanisme du mouvement de l'aile des insectes. C. R. Acad. Sc., **138**, p. 590.

Burks (B. D.) : 1938. A study of Chalcidoid wings. Ann. ent. Soc. Amer., **31**, p. 157, pl. — 1953. The Mayflies, or Ephemeroptera, of Illinois. Bull. Illinois Nat. Hist. Survey, **26**, p. 1-216, 395 fig.

Burt (D. R. R.) : 1932. The venation of the wings of the leaf-insect, *Pulchriphyllium crurifolium*. Spolia zeylan., **17**, p. 29, pl., fig.

Burtt (E. D.) et Uvarov (B. P.) : 1941. Changes in wing pigmentation during the adult life of *Acrididae*. Proc. Ent. Soc. Lond. (A), **19**, p. 7, fig.

Busnel (R. C.) : 1955. Colloque sur l'acoustique des Orthoptères. Paris (Inst. Nat. Recherches agronomiques).

Camerlengo (A.) : 1936. Osservazioni sulla morfologia del torace del *Gryllotalpa*. Arch. zool. ital., Torino, **23**, p. 453-478, fig.

Catala (R.) : 1910. Variations expérimentales de *Chrysiridia madagascariensis (Lep. Uraniidae)*. Archives du Muséum (6), **17**, pl. et fig.

Chadwick (L. E.) : 1936. On the occurence of a costal vein in the genus *Archonias (Pieridae)*. Canad. Ent., **68**, p. 143. — Id., 1937, Two types of venational aberration in the *Satyrinae*, l. c., **69**, p. 82, fig.

Champion (G.) : 1925. Metallic colouring of lower surface of elytra in certain *Staphylinidae*. Ent. mon. Mag., **61**, p. 115.

Chapman (R. N.) : 1918. The basal connections of the tracheae of the wings of insects. *Ap.* Comstock's « The Wings of insects », p. 27-51.

Source : MNHN, Paris

CHEN (S. H.) : 1945. The terminal tracheation of *Dermaptera* and its phylogenetic signilicance. Sinensia, Nanking, **15**, p. 127, fig. — Id., Entomological notes I-IV, l. c. **16**, 1945, p. 31, fig.

CHINA (W. E.) : 1951. Developmental colour change in species of *Flattidae* (Homopt.). Ann. Mag. nat. Hist., **7**, p. 150.

CHOPARD (L.) : 1932. Un cas de microphthalmie liée à l'atrophie des ailes chez une blatte cavernicole. Soc. ent. Fr., Paris, Livre centen., p. 485, pl., fig. — 1910. La nervation de l'élytre chez les Gryllides mâles et la formation du miroir. 6e Congr. int. Ent., Madrid, 1935, p. 81, fig. — 1949. Le mimétisme. Paris (Payot).

CHOPARD (L.) et BELLECROIX (R.) : 1928. Dimorphisme alaire chez les Gryllides; répartition géographique des formes macroptères et brachyptères. Bull. biol. Fr. Belg., Paris, **62**, p. 157-163.

CHOU (Ta Wei) : 1937. Studies on the morphological variations in *Anopheles pattoni*. Lingnan Sc. J. Canton, **16**, p. 543-550, fig.

CLARE (S.) et TAUBER (O. E.) : 1912. Circulations of hemolymph in the wings of the cockroach, *Blattella germinaca*. II, Effects of cutting hemolymph channels in the normal tegmen and hind-wing. Ann. ent. Soc. Amer., **35**, p. 57-67, fig.

COCKAYNE (E. A.) : 1927. Extra wings in Lepidoptera. Trans. ent. Soc. Lond., **75**, p. 163-176, pl.

COCKERELL (T. D. A.) : 1935. Notes on the first cubital cell in certain *Hymenoptera*. Ann. ent. Soc. Amer., **28**, p. 46.

COCKERELL (T. D. A.) et HARRIS (R. C.) : 1925. The wings of Meloid beetles. Proc. Biol. Soc. Washington, **38**, p. 25, pl.

COMSTOCK (J. H.) : 1918. The wings of Insects. Ithaca.

COMSTOCK (J. H.) et NEEDHAM (J. G.) : 1898-1899. The wings of Insects. American nat., **32-33**.

COOPER (B.) : 1938. The internal anatomy of *Corioxenos antestiae* Blair *(Strepsiptera)*. Proc. R. ent. Soc. London (A), **13**, p. 31-54, fig.

CORPORAAL (J. B.) : 1946. Coleoptera met gereduceerde deckschilden. Ent. Ber., Haarlem, **12**, p. 91.

CORSET (J.) : 1931. Les coaptations chez les insectes. Bull. biol. Fr. et Belg., suppl. XIII, 338 p., fig.

COUSIN (G.) : 1918. Hybridations interspécifiques et transmission des types structuraux. Bull. biol. Fr. et Belg., **82**, p. 331-387, fig.

CRAMPTON (G. C.) : 1914. On the misuse of the terms Parapteron, Hypopteron, Tegula, Squamula, Patagium and Scapula. J. N. Y. Ent. Soc., **22**, p. 218-261. — Id., 1916, The phylogenetic origin and the nature of the wings of insects according to the paranotal theory, l. c., **24**, p. 267-301. — 1921. The wings of *Zoraptera*, relations with *Psocoptera*. Canad. Entom., **53**. — Id., 1922. Notes on the relationships indicated by the venation of the wings of Insects, l. c., **54**, p. 206-216, 222-235, pl. — 1927. The thoracic sclerites and wing bases of the roach *Periplaneta americana* and the basal structure of the wings of insects. Psyche, **34**, p. 59-72, pl. — 1928. The basal structure of the wings of certain insects.

Source : MNHN, Paris

Bull. Brooklyn ent. Soc., **23**, p. 113, fig. — 1930. The wings of the remarkable archaic Mecopteron *Notiothauma reedi* with remarks on their protoblattoid affinities. Psyche, **37**, p. 83-103, pl.

Crosskey (R. W.) : 1951. The morphology, Taxonomy and Biology of the British *Evanioidea* (Hym.). Trans. ent. Soc. Lond., **102**, p. 247-301, fig.

Cuénot (L.) : 1922. Coléoptères droits et gauches. C. R. Assoc. fr. Avanc. Sc., Paris, **45**, p. 682-683. — 1951. L'évolution biologique. Les faits. Les incertitudes. Paris (Masson).

Curran (C. H.) : 1948. How flies fly. Nat. Hist. New York, **57**, p. 56 et 95, fig.

Darlington (P. J.) : 1936. Variations and atrophy of flying wings of some Carabids beetles. Ann. ent. Soc. America, **29**, p. 136-176, pl.

Davidson (J.) : 1927. On the occurence of intermediates in *Aphis rumicis* and their relation to the alate and apterous viviparous females. J. Linn. Soc. Zool., **36**, p. 467, fig.

Delamarre-Debouteville (C.) : 1947. Sur la morphologie des adultes aptères et ailés de Zoraptères. Ann. Sc. nat., Zool., **9**, 2. fig.

Deletang (L. F.) : 1919. Contribucion al estudio de los Cicadidos Argentinos. An. Soc. cient. Argentina, Buenos-Aires, **88**, p. 25-94, fig.

Demerec (M.) : 1929. Genetic factors stimulating mutability of the miniature *gamma* wing character of *Drosophila virilis*. Proc. Nat. Acad. Sci., Washington, **15**, p. 831.

Demoll (R.) : 1918. Der Flug der Insekten und der Vogel. Jena (Fischer).

Demoulin (G.) : 1952. Les *Behningia* et leur position dans la classification des Éphémères. Bull. Inst. Sc. nat. Belgique, **28**, p. 1-15, fig.

Despax (R.) : 1951. Faune de France, **55**, Plécoptères. Paris (Lechevalier).

Dimitrowa (A.) : 1927. Untersuchungen über die Beziehung zwischen Tracheen und Aderverlauf in Hymenopterenflügel. Z. Morph. Oekol. Tiere, Berlin, **7**, p. 694-739, fig.

Dingler (M.) : 1934. Die Spargelfliege *(Platyparea poeciloptera)*. Arb. physiol. angew. Ent. Berlin, **1**, p. 131-162, 185-217, pl., fig.

Dirkes (L.) : 1928. Das larvale Muskelsystem und die Entwicklung der imaginalen Flugmuskulatur von *Psychoda alternata*. Z. Morph. Oekol. Tiere, **2**, p. 182-228, fig.

Dixey (F. A.) : 1931. Development of wings in *Lepidoptera*. Trans. ent. Soc. London, **79**, p. 365-393, fig. — Id., The plume-scales of the *Pierinae*, l. c., **80**, p. 57-75, 437 fig.

Dupuis (C.) : 1953. Appareil stridulatoire et stridulation des *Cydnidae* et *Tessarotomidae*. Cahiers des Naturalistes, **8**, p. 25.

Edmunds (G. F.) et Traver (J. R.) : 1954. The flight mechanics and evolution of the wings of *Ephemeroptera*. J. Wash. Acad. Sc., **44**, p. 390, fig.

Edwards (F. W.) : 1926. Another case of reduced wings in a male Sciarine fly. Ent. mon. Mag., **62**, p. 111, fig.

Eggers (F.) : 1923. Uber Korrelation in der Ausbildung der Flügel und der Tympanalorgane bei Insekten. Verh. D. zool. Ges. Berlin, **28**, p. 42.

Eggers (F.) et Gohrbandt (I.) : 1938. *Hypogymna morio* ein Sonderfall in der Gesetzmässigkeit phyletischer Korrelationen ? Zool. Jb., Jena, Syst., **71**, p. 265-276, fig.

Source : MNHN, Paris

EKBLOM (T.) : 1928. Vererbungsbiologische Studien über *Hemiptera-Heteroptera*. I. *Gerris asper*. Hereditas, Lund, **10**, p. 333-359, fig.

ELTRINGHAM (H.) : 1926. On the structure of an organ in the hind wing of *Myrmeleon nastras*. Trans. ent. Soc. London, **74**, p. 267, pl.

ÉMERY (C.) : 1913. La nervulation des ailes antérieures des Formicides. Revue suisse, Zool., **21**, p. 577-587.

EVERS (A. M. J.) : 1948. Over de aanhangsels aan de uiteinden der dekschilden bij het o van *Axinotarsus piticarius* F. Tijdschr. Ent., Amsterdam, **89**, p. 149-154, fig.

EWER (D. W.) : 1958. Notes on Acridid anatomy, V. The prothoracic musculature of *Lentula cattani*. J. ent. Soc. S. Africa, **21**, 1, p. 132, fig.

FENNAH (R. G.) : 1944. The morphology of the tegmina and wings in *Fulgoroidea* (Hom.). Proc. ent. Soc. Washington, **46**, p. 185-199, pl.

FERNANDEZ (A.) : 1924. Variaciones en la nervacion alar de la geometra *Encanista aberthuri*. Bol. Soc. esp. Hist. nat., **24**, p. 43, fig.

FERRIÈRE (C.) : 1952. Un nouveau genre de Mymaride (Hym.) *(Stenoptera mymar bicilialus)*. Bull. Soc. ent. Suisse, **25**, p. 41.

FERRIÈRE (C.) et GEIER (P.) : 1956. Observations sur l'occurrence de l'atrophie alaire chez le *Trichagramma cacoeciae*. Bull. Soc. ent. Suisse, **29**, p. 397.

FILIPIEV (N.) : 1935. Notices lépidoptérologiques. Lambillionea, **35**, p. 23, fig.

FISCHER (E.) : 1922. Basaldornfunde bei den *Thais-* und *Hypermnestra*-Arten und ihre Deutung. Ent. Rdsch. Stuttgart, **39**, p. 22 et 25. — 1939. Neue Basaldornfunde bei Saturniiden und ihre Beziehung zur Abstammung der Parnassier. Ent. Z. Frankfurt, **53**, p. 25 et 41, fig.

FORBES (W. T. M.) : 1922. Fugitive net-vening in the *Cicada*. Amer. Nat. N. Y., **56**, p. 191, fig. — 1922, The wing-venation of the *Coleaptera*. Ann. Ent. Soc. Amer., **15**, p. 328-345, pl. — 1924. The occurence of nygmata in the wings of Insecta Holometabola. Ent. News, **35**, p. 230, pl. — 1924. How a beetle folds its wings. Psyche, **31**, p. 254, pl. — 1925. The hypothetical wing of the *Hymenoptera*. Ann. ent. Soc. Amer., **18**, p. 22, pl. — 1926. The wing folding patterns of the *Coleaptera*. J. New York Ent. Soc., **34**, p. 42-68, 91-138, pl. — 1933. The axillary venation of the insects. 5e Congrès Int. Ent., Paris (1932), **2**, p. 277, pl. — 1942. The wing of the *Schizopini* (Col. *Dascillidae*). Ent. News, **53**, p. 101, fig. — 1942. The wing of *Mastogenius* (Col.). J. New York ent. Soc., **50**, p. 193, fig. — 1943. The origin of wings and venational types in insects. Amer. midl. Nat., **29**, p. 381-405, fig. — 1945. The Geometrid tracheation. Ent. News, **56**, p. 212, fig. — 1947. Beetle wings. Col. Bull., New York, **1**, p. 71, fig.

FRAENKEL (G.) et PRINGLE (J. W. S.) : 1938. Halteres of flies as gyroscopic organs of equilibrium. Nature, London, **141**, p. 919, fig.

FRANKENBERG (G.) : 1944. Veränderlichkeit des Flügelgeäders bei der Holzwespe. Natur. u. Volk, Frankfurt, **71**, 1941, p. 230-239, fig. — Id., Das Flügeldreieck der Teufelsnadel, l. c., **74**, p. 130-136, fig. (Odon.).

FRASER (F. C.) : 1937. A note on the persistence of the primary antenodal nervures in the order *Odonata*. Proc. ent. Soc. London (A), **12**, p. 101, fig. — 1938. A note on the Tillyardian notation of the anal nervure in

Source : MNHN, Paris

Odonata. Entomologist, London, **71**, p. 273, fig. — 1938. A note on the lallaciousness of the theory of pretracheation in the venation of *Odonata*. Proc. ent. Soc. London (A), **13**, p. 60, fig. — Id., A note on the polymorphic venation of *Epiophlebia superstes (Odonata)* and its phylogenetic importance, l. c. p. 155, fig. — Id., A note on the function, incidence and phylogenetic importance of the basal accessory antenodal nervures in the order *Odonata*, l. c., **14**, (1939), p. 63, fig. — 1940. A reclassification of the order *Odonata* based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. Part. III. Continuation and conclusion. Aust. Zool., Sydney, **9**, p. 359-396, fig. — 1942. The character of the nodal complex in the *Synthemistinae (Odon.)*. Ent. mon. Mag., London, **78**, p. 181. Id., A note on the wing trichiation of the *Odonata*, l. c., p. 235, fig. — 1942. A note on the evolution of some venational structures in the Dragonfly wing. Proc. ent. Soc. Lond. (A), **17**, p. 64, fig. — 1943. The function and comparative anatomy of the oreillets in the *Odonata*. l. c. (A), **18**, p. 50, fig. — 1944. The significance of vestigial oblique veins in the evolution of intercalated veins in the Odonate wing, l. c., (B), **13**, p. 58-67, fig. — 1948. A new interpretation of the course of the subcostal vein in the wings of *Odonata*, with remarks on Zalessky's notation. l. c. (A), **23**, p. 41, fig.

Friedl (A.) : 1935. Beitrag zur Morphologie von *Caliroa annulipes*. Konowia, Vienne, **14**, p. 27, 175, 225, 311, fig.

Froeschner (R. C.) : 1947. Notes and keys to the *Neuroptera* of Missouri. Ann. ent. Soc. America, **40**, p. 123-136, fig.

Frost (S. W.) : 1942. General Entomology. New York (McGraw Hill). — 1945. Spurious veins in the wings of *Exoprosopa fasciata*. Ent. News, **56**, p. 104, fig.

Funkhouser (W. D.) : 1913. Homologies of the wings veins of the *Membracidae*. Ann. ent. Soc. America, **6**, p. 74-97, pl.

Gaillard (H.) : 1936. Recherches sur les Réduvidés hématophages (*Rhodnius* et *Triatoma*). Ann. Parasit. hum. comp., Paris, **14**, fig. et pl.

Gebhardt (F. A. M. W.) ; 1912. Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschlage in Kolloiden. Verh. D. zool. Ges. Leipzig, **22**, p. 179-204.

Geissel (H.) : 1936. Entwicklungsdauer, Flügellänge und Vitalität ingezuchteter Mehlmottenstämme und ihrer Kreuzungen. Z. indukt. Amstamm.-u. Vererblehre. Leipzig, **71**, p. 382-419, graph.

Ginnons (H. I.) : 1935. The first cubital cell in certain *Hymenoptera*. Ann. ent. Soc. Amer., **28**, p. 47, pl.

Goffe (E. R.) : 1947. The wing-venation of *Syrphidae*. Ent. mon. Mag., **83**, p. 225-239, fig.

Gohrbandt (I.) : 1938. Korrelative Beziehungen zwischen Flügeln und Tympanalorganen bei flügelreduzierten Noctuiden. Z. wiss. Zool., Leipzig, **151**, p. 1-21, fig. — 1940. Die Reduktion des Saugrüssels bei den Noctuiden und die korrelativen Beziehungen zur Ausbildung der Flügel und der Antennen. l. c., **152**, p. 571-597. — 1940. Phyletische Korrelationen bei flügelreduzierten und rüsselreduzierten Syntomiden. Zool. Jb., Jena, Syst., **73**, p. 313-338, fig.

Source : MNHN, Paris

GOIDANICH (A.) : 1934. Materiali per lo studio degli Imenotteri Braconidi. II. III. Boll. Lab. Ent. Bologna, **6**, p. 209-230, et p. 246-261, fig.

GOLDSCHMIDT (R. B.) : 1945. The structure of Podoptera, a homoeotic mutant of *Drosophila melanogaster*. Journ. morph. ,**77**, p. 71-103, fig.

GOLDSCHMIDT (R. B.), HANNAH (A) et PITERNICK (L. K.) : 1951. The Podoptera effect in *Drosophila melanogaster*. Univ. Calif. Publ. in Zoology, **55**, p. 67-294, fig., pl.

GONIN (J.) : 1894. Recherches sur les métamorphoses des Lépidoptères. Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat., **31**, p. 87-139.

GOOD (H. G.) : 1925. Wing-venation of the *Buprestidae*. Ann. ent. Soc. Amer., **18**, p. 251-271, pl.

GOODLIFFE (F. D.) : 1939. The taxonomic value of wing venation in the larger *Dytiscidae*. Trans. Soc. Br. Ent., Southampton, **6**, p. 23-38, pl.

GOUREAU (C.) : 1837. Essai sur la stridulation des insectes. Ann. Soc. ent. Fr., **6**, p. 31-75. — Id., Note sur la stridulation des insectes, l. c., p. 397 et 1838, **7**, p. 401. — Id., Note sur les sons insensibles produits par les insectes, l. c., p. 407. — Id., Mémoire sur l'irisation des ailes des insectes, l. c. ,1843, (2), **1**, p. 201-215. — Id., Mémoire sur les balanciers des Diptères, l. c., 1843 (2), **1**, p. 299-312.

GRAHAM (S. A.) : 1922. A study of the wing venation of the Coleoptera. Ann. Ent. Soc. Amer., **15**, p. 191, fig.

GRANDI (M.) : 1947. Contributi allo studio degli « Efemeroidei » italiani, VIII-IX. Boll. Ist. Ent. Bologna, **16**, p. 85-114, et p. 176-218, fig. — Id.. Gli scleriti ascellari degli Odonati, loro morfologia e miologia comparate, l. c., p. 251-278, figs

GRASSI (B.) : 1889. Les ancêtres des Myriopodes et des Insectes. Anatomie comparée des Thysanoures et considérations générales sur l'organisation des Insectes. Arch. ital. Biol., **11**.

GREENE (C. T.) : 1934. A Revision of the genus *Anastrepha* based on a study of the wings and on the length of the ovipositor sheath (Dipt.). Proc. ent. Soc. Washington, **36**, p. 127-179, pls., fig.

GRIFFITHS (G.) : 1898. On the frenulum of the Lepidoptera. Trans. ent. Soc. London, p. 121, pl.

GROSCHEL (E.) : 1911. Die Flügorgane der *Hornis*. Arch. Natg. Berlin, **77**, Bd. 1, suppl. H, 1, p. 46-62, pl. (Hym.).

GUIBÉ (J.) : 1939. Contribution à l'étude d'une espèce : *Apterina pedestris*, Bull. Biol. Paris. Suppl., XXVI, 112 p., pl., fig.

GUIBÉ (J.) et VERRIER (M.-L.) : 1940. Les relations entre le développement de l'œil et de l'aile chez les insectes. A propos du Diptère *Apterina pedestris*, l. c. **74**, p. 177, fig.

GUIGNON (G.) : 1937. Recherches sur la structure, le développement et la physiologie des ailes des Lépidoptères. Paris (Jouve).

HALL (C. G.) : 1889. Peculiar odor emitted by *Acherontia atropos*. Entomol., London, **16**.

HANNEMANN (H. J.) : 1956. Uher ptero-tarsale Stridulation und einige andere Arten der Lauterzeugung bei Lepidopteren. D. ent. Zs., **3**, p. 14-27, fig.

Source : MNHN, Paris

Hardy (G. H.) : 1945. On flies that fold their wings. Ent. mon. Mag., **81**, p. 93. — 1946. Miscellaneous notes on Australian *Diptera*. XI, XII. Proc. Linn. Soc. New South Wales, Sydney, **70**, p. 135-146, fig., **71**, p. 65-71, fig. — 1947. The wing-venation of *Syrphidae*. Ent. mon. Mag., **83**, p. 142, fig. — 1947. Miscellaneous notes on Australian *Diptera*. XIII. The origin of the vena spuria. Proc. Linn. Soc. New South Wales, Sydney, **72**, p. 229, fig. — Id., Miscellaneous notes on Australian *Diptera*, XIV. Venation and other notes, l. c., **73**, (1948), p. 298, fig. — 1957. The median-field in the wing-venation of *Diptera*. Ent. mon. Mag., **93**, p. 86, fig.

Harnly (M. H.) : 1930. A critical temperature for lengthening of the vestigial wings of *Drosophila melanogaster* with sexually dimorphic effects. J. Exp. Zool., Philadelphia, **56**, p. 363, fig.

Hasebroek (K.) : 1925. Neues zur Entwicklung des Schmetterlingsflügels, speziell nach dem Schlüpfen des Falters aus der Puppe. Pflügers Arch. gesamte. Physiol., **207**, p. 140-155.

Haupt (H.) : 1929. Die Mechanik des Zikadenflügels und ihre Bedeutung für den Flug. Z. Insbiol., **24**, p. 73, fig. — 1931. Ableitung und Benennung des Flügelgeäders bei den aculeaten Hymenopteren. Mitt. Deutsch. ent. Ges., Berlin, **2**, p. 118, fig. — Id., Ueber das Flügelgeäder der Singcicaden und Psylliden., l. c., **4**, (1933), p. 115, fig. — 1944. Die Beziehungen der permo-carbonischen zur rezenten Insektenwelt und die sich daraus ergenbenden Lehren. Nova Acta Leop. Carol., Halle (N. F.), **13**, p. 463, fig.

Heberdey (R. F.) : 1938. Beiträge zum bau des Subelytralraumes und zur Atmung der Coleopteren. Z. Morph. Oekol. Tiere, **33**, p. 667-734, fig.

Heikertinger (F.) : 1946. Sind die Schmetterlingsbilder in naturkundlichen Werken richtig ? Ein Wort über lehlerhafte Tierbilder und ihre Ausmerzung durch die Naturphotographie. Z. Wien. ent. Ges., **31**, p. 3-32, pl., fig. — 1954. Das Rätsel der mimikry und seine Lösung. Iena (Fischer).

Heitmann (H.) : 1934. Die Tympanalorgane flugunfähiger Lepidopteren und die Korrelation in der Ausbildung der Flügel und der Tympanalorgane. Zool. Jb., Iena, Anat., **59**, p. 135-200, fig.

Henke (K.) : 1933. Zur vergleichenden Morphologie des zentralen Symmetriesystems aul dem Schmetterlingsflügel. Biol. Zbl., Leipzig, **53**, p. 165-199, fig. — 1936. Versuch einer vergeleichenden Morphologie des Flügelmusters der Saturniden aul entwicklungsphysiologischen Grundlage. Nova Acta Leop. Carol., Halle (N. F.), **4**, 137 p., 55 pl. — 1943. Vergleichende und experimentelle Untersuchungen an *Lymantria* zur Musterbildung auf dem Schmetterlingsflügel. Akad. Wiss. Göttingen, Math. Phys. Kl., 48 p. — 1944. Ueber die Determination der Querbindenzeichnung und die Entstehung der Scheinsymmetrie bei der Saturnide *Antheraea pernyi*. Biol. Zbl., Leipzig, **64**, p. 98-148, fig. — Die Musterbildung der Versorgungssysteme im Insektenflügel. ,l. c., **72**, 1953, p. 51.

Henneguy (F.) : 1904. Les Insectes. Paris (Masson), 531 p., fig. et pl.

Hennig (W.) : 1954. Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. Beiträge zur Entomologie, IV, p. 245-388.

Source : MNHN, Paris

HENSON (H.) : 1951. The wings of *Forficula auricularia*. Proc. ent. Soc. Lond., A, **26**, p. 135, fig.

HERBST (H. G.,) : 1956. Das Tracheensystem und die Frage der einheitlichen Nomenklatur des Insektenflügelgeäders. Mitt. Deutsch. Entom. Ges. E. V. **15**, p. 27 et 38, fig. — 1957. Probleme der Flugphysiologie. Ber. u. die Hundertjahrfeier der Deut. ent. Ges., p. 170-185, fig.

HERING (M.) : 1926. Biologie der Schmetterlinge. Berlin (Springer). — 1931. Eine Zwillingsflügelbildung bei *Oxyplax ochracea* (Lep.). Z. Morph. Oekol. Tiere, **23**, p. 369, fig. — 1934. Geäder-Mutationen bei Minierfliegen (Dipt.). Dtsch. ent. Z., p. 317, fig. — 1937. Analogie, Homologie und Funktionswechsel des Basaldornes am Lepidopteren-Vorderflügel. Parnassiana, **4**, p. 17, fig.

HOBBY (B. M.) : 1937. A note on the hind wings of a sawfly, leafhopper and moth. Proc. ent. Soc. London (A), **12**, p. 72, fig.

HOCKING (B.) : 1953. The intrinsic range and speed of flight of Insects. Trans. ent. Soc. Lond., **104**, p. 223-346, fig. et pl.

HOFFMEYER (E. B.) : 1932. Ueber Sensillen in den Hymeropteren-Flügeln. Ent. Medd., Copenhagen, **18**, p. 58-74, fig.

HOKE (S.) : 1926. Preliminary paper on the wing-venation of the *Hemiptera*. Ann. ent. Soc. Amer., **19**, p. 13-28, pl.

HOLST (E. von) : 1943. Untersuchungen über Flugbiophysik. I. Messungen zur Aerodynamik kleiner schwingender Flügel. Biol. Zbl., **63**, p. 289-326, fig.

HOLDSWORTH (R. P.) : 1942. The wing development of *Pteronarcys proteus (Plecoptera)*. J. Morph., Philadelphia, **70**, p. 431-462, pl.

HORVATH (G.) : 1913. Étude morphologique sur la construction de l'élytre des Cicadides. Trans. Congr. Entom., Oxford, **2**, p. 422-132, fig.

HSUEH (Mu-Lien) : 1938. A study of the tracheation and venation of *Campsocleis gratiosa (Orthoptera Tettigonidae)*. Peking Nat. Hist. Bull., **13**, p. 19-27, pl.

HUNDERTMARK (A.) : 1935. Die Entwicklung der Flügel des Mehlkäfers *Tenebrio molitor* mit besonderer Berüchsichtigung der Häutungsvorgänge. Z. Morph. Oekol. Tiere, **30**, p. 506-513, fig.

IMHOF (O. E.) : 1928. Berichtigungen zur Kenntnis des Baues von Insektenflügeln. Trans. 1th. Intern. Congr. Ent. Ithaca, **2**, p. 793. — 1933. Ailes des Cicadides. Type de la majorité. 5e Congr. intern. Ent., Paris (1932), **2**, p. 303-308. — 1940. Pteronologica. 6e Congr. intern Ent., Madrid (1935), p. 393, fig.

IMMS (A. D.) : 1931. Recent research on the wing-venation of Insects. Ent. mon. Mag., **67**, p. 145, fig. — 1934. A general texthook of Entomology. London (Methuen). — 1936. The Ancestry of Insects. Trans. Soc. Brit. Ent. Southampton, **3**, p. 1-32, 11 fig. — 1947. Insect Natural History. London (Collins).

ISSIKI (S. T.) : 1932. On new oriental genera and species of the *Hepialoidea* (Lep.). II. Observations on the systematic position. Stylops, **1**, p. 73. — 1933. Morphological studies on the *Panorpidae* of Japan and adjoining countries and comparison with American and European forms. Jap. J. Zool., Tokyo, **4**, p. 315-416, fig.

Source : MNHN, Paris

Ivanova (T. S.) : 1917. The development of the base of the wing in *Calliptamus italicus* (en russe). C. R. Acad. Sc. U.R.S.S., (N. S.), **56**, p. 885.

Jackson (D. J.) : 1928. The inheritance of long and short wings in the weevil *Sitona hispidula*. Trans. R. Soc. Edinburgh, **55**, p. 665-735, pl., fig.

Janda (V.) : 1939. Ueber einige Konvergenzerscheinungen im Baue der Pterophorenflügel und der Vogelfedern. Vestn. cal. zool. Spolecn., Prague, **6-7**, p. 247, fig.

Janet (C.) : 1899. Sur le mécanisme du vol chez les Insectes. C. R. Acad. Sc., Paris, **128**, p. 249, fig.— 1903. Observations sur les Guêpes. Paris (Naud). — 1906. Remplacement des muscles vibrateurs du vol. C. R. Acad. Sc., **142**, p. 1095. — Id., l. c., **144** (1907), p. 393; **145** (1907), p. 1205.

Jaschke (P.) : 1911. Beiträge zur Kenntnis der Cicindelinenelytrem insbesonders der Zusammenhänge zwischen Zeichnung und inneren Aufbau. Z. Morph. Oekol. Tiere, **40**, p. 418-450, fig.

Jeannel (R.) : 1925. Sur les homologies des articles de la patte des Insectes. Archives de zoologie expérimentale et générale, **64**, p. 37-65, fig. — Id., Morphologie de l'élytre des Coléoptères Adéphages. l. c., **64** (1925), p. 1-81, pl., fig.

Jobling (B.) : 1934. A revision of the genus *Nycteribosca*. Parasitology, Cambridge, **26**, p. 64-97, fig.

Jordan (K.) : 1923. A note on the families of Moths in which R2 (=vein 5) of the forewing arises from near the centre or from above the centre of the cell. Nov. Zool. Tring, **30**, p. 163-166, pl. — Id., On some *Lepidoptera* of special interest with remarks on morphology and nomenclature, l. c., **34**, (1928), p. 132-146, pl. — 1932. Resemblance between Arctiids and Syntomids. Proc. ent. Soc. London, **7**, p. 16, fig.

Jordan (K.), Kheil (N. M.), Grosse (G.), Pieck (E.) et Jasch (P.) : 1911. Der Dom auf dem Flügel der Saturniidae, insbesonders bei *Actias*. Intern. ent. Zs. Guben, **5**, p. 170.

Jousset de Bellesme (A.) : 1878. Recherches expérimentales sur les fonctions du balancier chez les Insectes Diptères. Paris (Germer-Baillère). — 1879. Sur une fonction de direction dans le vol des Insectes. C. R. Acad. Sc., **89**, p. 980.

Kalmus (H.) : 1945. Correlations between Flight and Vision, and particularly between wings and calli, in Insects. Proc. Ent. Soc. London (A), **20**, p. 81-96.

Karandikar (K. R.) : 1945. Studies on the post-embryonic development and tracheation of wings in *Schistocerca gregaria*. J. Univ. Bombay (N. S.), **13** B, p. 1, fig.

Karny (H. H.) : 1912. Ueber die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Ein Beitrag zur Dollo's Irreversibilitätsgesetz. Zool. Jahrb. Iena, allg. Zool., **33**, p. 27-39, taf. — 1925. Einiges über die Gryllacrisarten des Typus IV. Zs. wiss. Zool., Leipzig, **125**, p. 35-54, fig. — 1931. Ueber das Flügelgeäder der Gryllacriden. Arch. zool., Torino, **15**, p. 193-244, fig.

Kellog (C. R.) et Yung (L. L.) : 1929. Studies on the variation in number of hooks on the hind wings of the Chinese honey-bee *(Apis indica)*. Proc. Nat. Hist. Soc. Fukien Christian Univ., Shanghai, **2**, p. 57.

Source : MNHN, Paris

KEMNER (N. A.) : 1932. Eine termitophile Phoride, die ihre Flügel abwirft-*Echidnophora bulleli*. Ark. Zool., Stockholm, **24**, B, 6 p., fig. — 1937. Die Flügel der Termitoxenien. Opusc. ent., Lund, **2**, p. 1-19, fig. — 1910. Id., 6e Congr. int. Ent. Madrid (1935), Madrid, p. 275-294, fig.

KEMPERS (K. J. W. B.) : 1922. Nadere beschouwingen van het adersysteem der *Coleoptera* in verband met het system van Prof. Kolbe en anderen. Tijdschr. Ent. s'Gravenhage, **65**, p. 1-38.

KERTÉSZ (K.) : 1918. Neuere Beiträge zur Kenntniss der rudimentärflügeligen Dipteren Ungarns. Rovartani Lap., Budapest, **25**, p. 85.

KILLINGTON (F. J.) : 1936-1937. British Neuroptera. London (Ray Society).

KIRIAKOFF (S. G.) : 1947. L'aptérisme sexuel chez les Psychides. Lambillionea, **47**, p. 2.

KLAPALEK (F.) : 1913. Bemerkungen zur Flügeladerung der Plecopteren. Ent. Mitt. Berlin, **2**, p. 228.

KLEINE (R.) : 1913. Ueber den Stridulationsapparat bei *Sibinia pellucens*. Intern. ent. Zs. Guben, **6**, p. 357. — 1919. Der Brenthidenflügel. Arch. Naturg., **85**, Abt. A, Heft, 8, p. 1-30, fig.

KLOTS (A. B.) : 1928. A revision of the genus *Eurema (Pieridae)*. Part I. New World species, Morphology and phylogeny. J. N. Y. ent. Soc., **36**, p. 61-72, pl. — 1937. Costal vein in *Pieridae*. Canad. Ent., **69**, p. 48.

KNETSCH (H.) : 1939. Die Korrelation in der Ausbildung der Tympanalorgane, der Flügel, der Stridulationsapparate und anderer Organsysteme bei den Orthopteren. Arch. Naturg., (N. F.), **8**, p. 1-69, fig.

KOCH (C.) : 1952. The *Tenebrionidae* of Southern Africa. Bull. Soc. Entom., Égypte, **36**, p. 5, fig.

KOEHLER (P.) : 1938. A proposito del genero *Eudule. (Lep. Het.)*. Rev. Argent. Ent., **1**, p. 61, fig.

KOHLER (W.) : 1932. Die Entwicklung der Flugel bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. Z. Morph. Okol. Tiere, **24**, p. 582-681, fig. — 1940. Erbliche Ausfallserscheinungen und Regulationen am pupalen Flügeltracheensystem von *Ephestia kühniella*. Biol. Zbl., Leipzig, **60**, p. 348-367, fig.

KOSMINSKY (P.) : 1925. Anomalies de la nervation des ailes chez les Lépidoptères (en russe, sommaire français). Rev. zool. Russe, **5**, 3, p. 32-43, fig.

KRAMER (S.) : 1944. The external morphology of the oblong-winged Katydid, *Amblycorypha oblongifolia (Orthopt., Tettigoniidae)*. Ann. ent. Soc. Amer., **37**, p. 167-192, fig.

KRUGER (P.) : 1913. Ueber der Stridulationsorgan und die Stridulationstöne der Nonne *(Lymantria monacha)*. Zool. Anz. Leipzig, **41**, p. 505.

KUHN (A.) : 1937. Entwicklungsphysiologischgenetische Ergebnisse an *Ephestia kühniella*. Z. indukt. Abstamm. -u. Vererblehre, Leipzig, **73**, p. 419-455, fig. — 1948. Die Wirkung der Mutation Va (Venis abnormibus) bei *Ptychopoda seriata*. Z. Vererbgsl, **82**, p. 430.

KUHN (A.) et ENGELHARDT (M. von) : 1933. Ueber die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von *Ephestia kühniella*. Arch. Entw. Mech. org., Berlin, **130**, p. 660-703, fig. — 1936. Ueber die Determination des Flügelmusters bei *Abraxas grossulariata*. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Biol. (N. F.), **2**, p. 171-199, fig.

Source : MNHN, Paris

KUHNE (O.) : 1915. Der Tracheenverlauf im Flügel der Koleopterennymphe. Ein Beitrag zur Entwicklung und systematischen Beurteilung des Käferflügelgeäders. Zs. wiss. Zool. Leipzig, **112**, p. 692-718, pl.

KUKENTHAL (W.) : 1926-1930. Handbuch der Zoologie. IV. 1. Progoneata, Chilopoda, Insecta I. bearbeitet von Carl Attems et Anton Handlirsch. Berlin et Leipzig (W. de Gruyter).

KÜNCKEL D'HERCULAIS (J.) : 1876. Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, insectes Diptères de la famille des Syrphides. Paris (Masson). — 1876. Considérations sur le mécanisme du vol chez les Insectes Lépidoptères et Hyménoptères (rôle du frein et des hamuli). C. R. Soc. Biol., (6), **3**, p. 70. — 1908. Le déplacement de l'homme dans l'espace, comparé avec celui des niseaux et des insectes. Ass. fr. Avanc. Sc., Cong. Clermont-Ferrand, 4 p.

KUNIKE (G.) : 1942. Käferlarven mit Flügelansätzen. Arb. morph. taxon. Ent. ,**9**, p. 1, fig.

KUNTZE (H.) : 1935. Die Flügelentwicklung bei *Philosamia cynthia*, mit besonderer Berücksichtigung des Geäders, der Lakunen und der Tracheensysteme. Z. morph. Oekol. Tiere, Berlin, **30**, p. 514-572, fig.

KUSNEZOV (N. J.) : 1929. *Malacodea* and European *Operophthera* species. A study in micropterism (en russe, sommaire anglais). Rev. russe Ent. **23**, p. 11-31, pl., fig.

KUWAYAMA (S.) : 1924. Formosan *Chrysopidae* and notes on the wing-venation of the family. Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa, **13**, 15 p., fig. (en japonais).

LA GRECA (M.) : 1947. Morphologia funzionale dell'articolazione alare degli Ortotteri. Arch. zool., Turin, **32**, p. 271-327, fig. — 1944. Il brachitterismo negli insetti. Analisi morphologiea dell'articolazione alare degli Ortotteri. Boll. Soc. nat. Napoli, **55**, p. 52.

LAMEERE (A.) : 1922. Sur la nervation alaire des insectes. Bull. Sci., Acad. Roy. Belgique, (5), **8**, p. 138-149. — 1935. Précis de Zoologie, Bruxelles, IV et V.

LANDOIS (H.) : 1867. Die Ton-und Stimmapparate der Insekten in anatomischphysiologischer und akusticher Beziehung. Z. wiss. Zool., **17**, p. 105-181.

LANG (V.) : 1916. De multitudine formarum tegminum cimicis *Pyrrhocoris apterus*. (En tchèque, sommaire latin). Ent. Listy, Brno, **9**, p. 80, fig.

LANHAM (U. N.) : 1951. Rewievs of the wing-venation of the higher Hymenoptera (suborder) *Clistogastra* and speculations on the phylogeny of the *Hymenoptera*. Ann. ent. Soc. Amer., **44**, p. 614-628.

LARSEN (O.) : 1931. Beitrag zur Kenntnis des Pterygopolymorphismus bei den Wasserhemipteren. Acta Univ. Lund. (N. F.), **27**, 30 p., fig. — Id., *in* Förh. K. fysiogr. Sällsk. Lund, **1**, 1932, p. 8- — 1936. Zur Biologie von *Ranatra linearis*. Opusc. ent. Lund, **1**, p. 112-119, fig. — 1949. Die Ortshewegungen von *Ranatra linearis*. Ein beiträg zur vergleichenden Physiologie der Lokomotionsorgane der Insekten. Acta Univ. Lund., (N. F.), Avd. 2, **45**, 83 p., fig. — 1949. Ein *Carabus clathratus* mit hochgradig asymmetrischen Entwicklung der alae. Opusc. ent. Lund., **14**, p. 113, fig. — 1954. Die Flugorgane der Gyriniden, l. c., **19**, p. 5-17, fig.

Source : MNHN, Paris

LARSEN (R. S.) : 1934. Der Flug der Insekten. Nork Ent. Tidskr., **3**, p. 306. 315, fig.

LATTIN (J. D.) : 1958. A stridulatory mechanism in *Arhaphe cicindeloides* (Heteropt. *Pyrrhocoridae*). Pan-Pacific Ent., **34**, p. 217, fig.

LE CERF (F.) : 1926. Contribution à l'étude des organes sensoriels des Lépidoptères. Enc. ent. Sér. B, III, Lep. **1**, Paris, p. 133-158, fig. — 1944-Atlas des Lépidoptères de France. I. Rhopalocères. Paris (Boubée).

LEES (A. D.): 1942. Homology of the campaniform organs on the wing of *Drosophila melanogaster*. Nature, London, **150**, p. 375, fig.

LEESON (H. S.) : 1930. Variations on the wing ornementation of *Anopheles funestus*. Bull. ent. Res., **21**, p. 421-428, fig.

LEFEBVRE (A.) : 1812. Sur la ptérologie des Lépidoptères. Ann. Soc. ent, Fr., **11**, p. 5-35, pl.

LEMCHE (H.) : 1935. The primitive colour-pattern on the wings of insects and its relation to the venation. Vidensk. Medd, Naturh. Foren. Kjobenhaven, **99**, p. 45-64, fig. — Id., The origin of winged insects, l. c., **104**, (1940), p. 127-168, fig. — 1944. The wings of cockroaches and the phylogeny of insects. Vidensk. Medd. Dansk. naturh. Foren., **106**, (1942-43), p. 287-318, pl., fig. — 1945. The longitudinal design in the wing-pattern of Lepidoptera, especially in the fore-wing of *Ephestia kühniella*. Ent. Medd., Copenhague, **24**, p. 305-346, pl., fig.

LENDENFELD (R. von) : 1903. Beitrag zur Studium des Fluges der Insekten mit hülfe der Momentphotographie. Biol. Zentrlbl., **23**, p. 227.

LENGERSDONF (F.) : 1941. Beitrag zur Kenntnis dei Lycoriiden (Sciarrden) in Mexiko. Arb. morph. taxon. Ent. Berlin-Dahlen, **11** p. 123. fig.

LESTAGE (J. A.) : 1930. Notes sur le genre Massartella nov. gen. de la famille des *Leptophlebiidae* (Éphém.)et le génotype *Massartella Brieni*. Miss. hiol. Belge Brésil (1922-1923), **2**, p. 249-258, fig. — 1935. Contribution à l'étude des Éphéméroptères. IX-XII. Bull. Ann. Soc. ent. Belg., **75**, p. 77-139, fig., p. 173, fig., p. 312-346-358. — Id., Les Éphéméroptères de Belgique. IX. XIII, XIV., l. c., **77**, p. 170 et 292, fig. et 332, 1937.

LESTON (D.) : 1954. Strigils and stridulation in *Pentatomoidea*, some data and a review. Ent. mon. Mag., **90**, p. 49-56, fig.

LINDBERG (H.) : 1929. Vingdimorfismen hos Hemiptera Heteroptera. Beret. Skand. Naturforsk., Copenhagen, p. 405.

LINDSEY (A. W.) : 1925. *Trichoptilus pygmaeus*, and the neuration of the family *Pterophoridae*. Denison Univ. Bull., Granville, Ohio, **20**, 1924 p. 187, fig.

LING (Shao-Wen) : 1934. The development of the wings of a caddice-fly *Glossosoma americanum*. Canad.Ent., **66**, p. 18, fig.

LINSTOW (v.) : 1910. Das Flügelgeäder der deutschen Noctuen. Intern. ent. Zs. Guben, **4**, p. 68, 80, 86, 92. — 1911. Der morphologische Geschlechtsdimorphismus der Schmetterlingsflügel und seine Bedeutung. D. ent. Zs. Berlin, p. 45.

LIPP (H.) : 1935. Die Lebensweise von *Melasoma aena* in der Mark. (Col. Chrysom.). Dstch. ent. Z., p. 1-64, pl.. fig.

Source : MNHN, Paris

Lorkovic (Z.) : 1928. Gesetzmaessigkeit in der Faltergrösse der jahreszeitlichen Generationen (En serbe, sommaire en allemand). Acta Soc. ent. jugoslav., **3-4**, p. 109.

Lossowska-Woydyllowa (M.) : 1932. Beitrag zur Kenntnis der Sinneskuppeln bei *Lymantria dispar*. Trav. Soc. Sci. Lett. Wilno, Cl. Sci. mat. nat., **7**, p. 14, fig.

Luna de Carvalho (E.) : 1956. Primeira contribuçâo o Etudo dos Estrepsipteros angolenses *(Insecta Strepsiptera)*. Public. Culturais da Comp. de Diamantes de Angola, Lisboa, **29**, p. 11-54, fig.

Mac Gillivray (A. D.) : 1912. The pupal wings of *Hepialus thule*. Ann. Ent. Soc. Amer., **5**, p. 239. — 1923. The subcostal vein in the wings of insects. Amer. Nat. New York, **57**, p. 371. — 1923. The anal veins in the wings of Diptera. Ent. News, **34**, p. 106. — 1923. External Insect Anatomy : A guide to the study of Insect Anatomy and an Introduction to systematic Entomology. Urbana.

Machotin (A.) : 1936. Zu den Reduktionserscheinungen in der Morphologie des erwachsenen Frostspanners *(Operophthera brumata)*. C. R. Acad. Sci. U.R.S.S., (N. S.), **2**, p. 401, fig.

Magnan (A.) : 1934. Le Vol des Insectes. Paris (Hermann).

Magnan (A. et C.) : 1933. Sur la structure des ailes d'insectes et son rôle dans le vol par battement. C. R. Acad. Sc. Paris, **196**, p. 1698, fig.

Magnussen (K.) : 1933. Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels. Arch. Entw. Mech. Org., Berlin, **128**, p. 447-479, fig.

Malloch (A.) : 1923. Expansion of the wings of Lepidoptera after emergence from the chrysalis. Nature, London, **112**, p. 7, fig.

Malouf (N.-S.R.) : 1932. The skeletal motor mechanism of the thorax of the « stick bug », *Nezara viridula* L. Bull. Soc. ent. Egypte, **16**, p. 161-203, pl.

Maran (J.) : 1927. The study of the rudiments of the wings of the genera *Pterostichus*, *Poecilus*, *Abax* and *Molops (Carabinae)*. Sbornik ent.Oddel. narod. Mus. Praze, **5**, p. 121-139 et pl. — Id., 1930, Études phylogéniques et systématiques sur la morphologie des Cérambycides.l. c., p. 20-54, pl.

Marchal (P.) : 1936. Les Trichogrammes. Ann. Épiph., 2, (**4**), p. 418-551.

Mancu (O. : 1911. Die Stellung im System und Phylogenetische Entwicklung der Coccinelliden auf Grund vergelichender Untersuchungen des Fügelgeäders. Anal. Acad. romane, Bucarest (3), **15**, p. 1-27, fig.

Maréchal (P.) : 1937. Recherches morphologiques et systématiques sur les Hyménoptères (1re note). Bull. Ann. Soc. ent. Belgique, **77**, p. 395, pl.

Marey (E. J.) : 1869. Mémoire sur le vol des insectes et des oiseaux. Ann. Sc. Nat., (5), Zool., **12**, p. 49-150. — 1869. Recherches sur le mécanisme du vol des insectes. Journ. Anat. Physiol., **6**, p. 19-36 et 337-348. — 1874. Animal mechanism : a treatise on terrestrial and aerial locomotion. Internat. Sci. Series, New York.

Mariani (M.) : 1947. Sulla variabilita delle ali dei *Phlebotomus minutus*. Boll. Soc. ent. Ital., **77**, p. 20, fig.

Source : MNHN, Paris

MARSHALL (W.) : 1913. The Development of the wings of a caddis-fly *Platyphylax designatus*. Z. wiss. Zool., **105**. — 1915. The formation of the middle membrane in the wings of *Platyphylax designatus*. Ann. Ent. Soc. America, **8**, p. 201-216. — 1921. The development of the frenulum of the wax moth *Galleria mellonella*. Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Lett., Madison, p. 199, pl.

MART (J.) : 1938. De vengels der Diptera enhun adersdsel. Levende Natuur. Amsterdam, **42**, p. 299, fig.

MARTYNOV (A.) : 1923. Sur l'origine de la nervation et sur la forme de l'aile des Insectes (en russe). Trav. Prem. Congrès Russe de Zool. Anat. et Histol. de Petrograd, **89**. — 1924. Sur l'interprétation de la nervation et de la trachéation des ailes des Odonates et des Agnathes. Rev. russe Ent., **18**, p. 115-174, fig. (russe, français). — 1924. Sur les organes facettiques aux ailes des insectes. C. R. Acad. Sc. Russ., p. 71 et Trav. Soc. Nat., Lening. **54**, (1925), p. 5-24, fig. (russe, angl.). — 1924. L'évolution de deux formes d'ailes différentes chez les insectes (russe, franç.). Rev. zool. russe, **4**, p. 155-185, fig. — 1925. Ueber zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. Zs. Morph. Oekol. Tiere, **4**, p. 465-501, fig. — 1926. Sur l'origine et l'évolution de deux types principaux des ailes des insectes (en russe). Ann. Soc. Paléont. Russie, Léningrad, **4**, p. 137. — 1930. The interpretation of the wing-venation and tracheation of the *Odonata* and *Agnatha*. Psyche, **37**, p. 245-280. — 1937. Wings of Termites and phylogeny of *Isoptera* and of allied groupe of insects. Trav. Inst. Evol. Morph. Acad. Sci. U.R.S.S., Liv. jubil., Acad.N. V. Vasonov, p. 83-150.

MASON (A. C.) : 1923. Relation of environmental factors to wing development in Aphids. Florida Ent. Gainesville, **6**, p. 25; **7**, p. 1-7.

MAYER (A. G.) : 1896. The development of the wings scales and their pigment in butterflies and moths. Bull. Mus. Comp. Zool., **29**, p. 209-236.

MAZZA (S.) et JORG (M. E.) : 1939. Las nervaduras hemielitrales de los *Triatomidae* (Heter.). Physis, Buenos-Aires, **17**, p. 245-251, fig. — 1940. Nomenclatura de nervaduras hemielitrales en *Triatomidae* (Heter.). Univ. B. Aires Mis. Estud. Pat. reg. Argent., **43**, p. 73-82, pl., fig.

MEISENHEIMER (J.) : 1924. Experimentelle Studien zur Soma-und Geschlechtsdifferenzierung. Dritter Beitrag. Die Vererbang von Art und Geschlechtsmerkmalen bei *Biston*-Artkreuzungen. Zool. Jahrb., Jena, Allgem. Zool., **41**, p. 1-90, pl., fig.

MEIXNER (J.) : 1936. *Ap.* KUKENTHAL, Handbuch der Zoologie, Wien, IV, 2, Insecta, 2, p. 1121.

MELIN (D.) : 1911. Contributions to the knowledge of the flight of Insects, especially of the function of the campaniform organs and halteres. Recueil de Travaux publiés par l'Université d'Uppsala, **4**, p. 1-247, pl.

MELIS (A.) : 1933. Tissanoteri italiana. Gen. *Melanthrips* et gen. *Acolothrips*. Redia, Florence, **20**, p. 187, fig.

MERCER (W. F.) : 1900. The development of the wings in the Lepidoptera. Journ. New York Ent. Soc., **8**, p. 1-20.

MERCIER (L.) : 1922. Contribution à l'étude de la régression d'un organe, les muscles vibrateurs du vol d'*Aplerina pedestris* pendant la nymphose.

Source : MNHN, Paris

C. R. Acad. Sc. Paris, **174**, p. 637. — 1928. Contribution à l'étude de la perte de la faculté de vol chez *Carnus hemapterus*, Diptère à ailes caduques, l. c., **176**, p. 529.

METCALF (Z. P.) : 1917. The wing venation of the *Cercopidae*. Ann. entom. Soc. America, **10**, p. 27-32, pl.

MIHALYI (F.) : 1936. Untersuchungen über Anatomie und Mechanik der Flügorgane an der Stubenfliege. Arb. ung. biol. Forsch. Inst. Tihany, **8**, p. 106-119, fig.

MILLER (F. W.) : 1933 .Variations on the wing venation of *Aphis feminea*. Proc. Pennsylvania Acad. Sc., Harrisburg, **7**, p. 69.

MOLLARD (E.) : 1950. Ailes naturelles et vol humain, Paris (Vivien).

MOREAUX (R.) : 1937. Le rôle de l'appareil de coaptation alaire chez les Abeilles. Bull. Soc. Sc., Nancy (N. S.), p. 60, fig.

MORGAN (A. H.) : 1912. Homologies in the wing-veins of Mayflies. Ann. Ent. Soc. Amer. ,**5**, p. 89-106, pl.

MOSELEY (H. N.) : 1871. On the circulation in the wing of *Blatta orientalis* and other insects. Quarterly J. Microsc. Sc., **11**, p. 389, pl.

MOSELY (M. E.) : 1948. The venation in the genus *Hydroptila* (Trichoptera). Proc. ent. Soc. London (B), **17**, p. 107.

MUKERJI (S.) : 1930. Cross-veins in the filamentous hind wings of *Croce filipennis*, mâle, apparently of the nature of secondary sexual character. Proc. Indian Sc. Congr., Calcutta, **17**, p. 251.

MULLER (A.) : 1957. Zur Morphologie der Schuppen des Flügelrandes der Lepidopteren. Bericht Uber die Hundertjahrfeier der D. ent. Ges. Berlin, p. 78, fig.

MUNZ (P. A.) : 1919. A venational study of the suborder *Zygoptera* (Odonata) with keys for the identification of genera. Mem. Amer. ent. Soc. Philadelphia, **3**, 78 p., 20 pl.

NAGEOTTE (J.) : 1942. Sur les balanciers des Diptères considérés comme organes du sens de l'espace. C. R. Acad. Sc., **215**, p. 509. — 1944. Étude sur le balancier des Diptères. Arch. Zool. expér. et génér., **83**, 3, p. 99. 111, fig.

NAUMANN (F.) : 1937. Zur Reduktion des Saugrüssels hei Lepidopteren und deren Beziehung zur Flügelreduktion. Zool. Jb., Jena, Syst., **70**, p. 381-420, fig.

NAVAS (L.) : 1911. Algunos organos de las alas de los insectos. Congr. internat. Ent. Mém. Bruxelles, **1**, p. 69.

NEEDHAM (J. G.) : 1935. Some basic principles of insect wing venation. Journ. N. Y. ent. Soc., **43**, p. 113-129. — 1948. Studies on the North-American species of the genus *Gomphus* (Odonata). Trans. Amer. ent. Soc. Philadelphia. **73**, p, 307-339, pl.

NEEDHAM (J. G.) et BROUGHTON (E.) : 1927. The venation of the *Libellulinae*. Trans. Amer. ent. Soc., **53**, p. 157-190, fig.

NEEDHAM (J. G.) et COMSTOCK (J. H.) : 1898. The wings of fnsects. American Nat., **32-33**, 124 p., fig.

NEEDHAM (J. G.), TRAVER (J. R.) et HSU (Yin-chi) : 1935. The biology of mayflies. New-York (Comstock).

Source : MNHN, Paris

NEEDHAM (J. G.) et WESTFALL (M. J.) : 1955. A Manual of the Dragon-flies of North-America (Anisoptera). Berkeley et Los Angeles (Univ. of California).

NESCHNER (E.) : 1937. Die Bindenzeichnung des *Papilio podalirius* L. Z. öst. EntVer., Wien, **22**, p. 50, fig.

NOHIRA (A.) : 1949. On the wing-venation of pupa of *Lethe schrenkii* (Contribution to the knowledge of wing-venation of Lepidopterous insects (5) en japonais). Trans. Kansai ent. Soc., Nishinomiya, **14**, p. 35-46, fig.

NORDMAN (A. F.) : 1932. Ueber prothetele Ausbildung von schwartzem Puppenpigment in den Flügelanlagen bei der Altraupe von *Scoliopteryx libatrix*. Notul. ent. Helsingfors, **12**, p. 1-3, fig.

OERTEL (R.) : 1924. Studien über Rudimentation ausgeführt an den Flügelrudimenten der Gattung *Carabus*. Zs. Morph. Oekol. Tiere, **1**, p. 38-120, 54 fig. — 1924. Zur Terminologie des Adephagenflügels. l. c., p. 793-830, 7 fig.

OKA (H.) et FURUKAWA (H.) : 1935. Experimentelle Hervorrufung neuen Geäders bei Insekten. Versuche an Libellen. Biol. Zbl., Leipzig, **55**, p. 245-250, fig.

OLDROYD (H.) et RIBBANDS (C. R.) : 1936. On the validity of tracheation as a systematic character in *Trichogramma* (Hym. Chalcididae). Proc. ent. Soc. Lond. (B), **5**, p. 148, fig.

ORCHYMONT (A. d') : 1920. La nervation alaire des Coléoptères. Ann. Soc. ent. France, **89**, p. 1-50, fig., pl. — 1921. Aperçu de la nervation alaire des Coléoptères. Ann. Soc. ent. Belgique, **61**, p. 256-278.

OSBORN (H.) : 1912. A problem in the flight of Insects. Ann. ent. Soc. Amer., **5**, p. 61.

OSSIANNILSSON (F.) : 1949. Insect Drummers. Opusc. ent., suppl. X, p. 5.

PANTEL (J.) : 1917. A propos d'un *Anisolabis* ailé. Mem. R. Acad. Ci. Barcelona, **14**, p. 77-160, pl.

PATTERSON (R. S.) : 1957. On the causes of broken wings of House-fly. J. Econ. Ent., **50**, p. 104, fig.

PAULIAN (R.) : 1935. Sur l'atrophie des ailes et des élytres chez les Coléoptères. Misc. ent., Castanet-Tolosan, **36**, p. 91. — 1943. Les Coléoptères, formes, mœurs, rôle. Paris (Payot).

PEMBERTON (C. E.) : 1911. The sound-making of Diptera and Hymenoptera. Psyche, **18**, p. 111.

PEREZ (J.) : 1878. Sur les causes du bourdonnement chez les Insectes. C. R. Acad. Sc., **87**, p. 378.

PETKOW (P.) : 1925. Unbeständigkeit des Flügelgeäders von *Lymantria dispar* (en bulgare) Mitt. bulgar. ent. Ges., Sofia, **2**, p. 67-73, fig.

PETTIGREW (J. B.) : 1871. On the physiology of wings. Trans. R. Soc. Edinb., **26**, p. 321-448.

PFLUGSTAEDT (H.) : 1912. Die Halteren der Dipteren. Zs. wiss. Zool. Leipzig, **100**, p. 1-59, pl.

PHILPOTT (A.) : 1922. The venation of the genus *Mnesarchaea* (Lep.) with a description of a new species. N. Z. Jl. Sci. and Technol. Wellington, **5**, p. 80, fig. — Id. The wing-coupling apparatus in the *Mnesarchaeidae*.

Source : MNHN, Paris

l. c., 1922, **9**, p. 275. — 1923. A study of the venation of the New-Zealand species of *Micropterygidae*. Trans. N. Z. Inst. Wellington, **54**, p. 155, fig. — 1921. The wing-coupling apparatus in *Sabatinca* and other primitive genera of Lepidoptera. Rep. Austral. Ass. Adv. Sci., Sydney, **16**, p. 114, fig. — 1925. On the wing-coupling apparatus of the *Hepialidae*. Trans. ent. Soc. London, p. 331, fig. — 1926. The venation of the *Hepialidae*, l. c., p. 531, pl.

Picard (F.) : 1923. Recherches biologiques et anatomiques sur *Melittobia acasta* (Hym. Chalcid.). Bull. biol. Fr. et Belg. Paris, **57**, p. 469-508, fig.

Pictet (A.) : 1912. Recherches expérimentales sur les mécanismes du mélanisme et de l'albinisme chez les Lépidoptères. Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, **37**,

Pierce (G. W.) : 1948. The songs of Insects. Cambridge (Mass.).

Piéron, (H.) : 1909. Quelques observations sur les problèmes biologiques suscités par le vol des insectes. Feuille des Jeunes Naturalistes, **39**, p. 235.

Plateau (F.) : 1871. Qu'est-ce que l'aile d'un Insecte? Stettin. Entom. Ztg., **32**, p. 33, pl.

Poisson (R.) : 1922. Sur l'appareil d'accrochage des ailes chez les Hémiptères aquatiques. C. R. Soc. Biol. Paris, **86**, p. 1061. — 1924. Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. Bull. Biol. Fr. et Belg., Paris, **58**, p. 49-305, pl., fig. — 1925. Sur la persistance des muscles vibrateurs du vol chez un Hémiptère Hétéroptère brachyptère, *Chorosoma schillingii*. C. R. Soc. Biol. Paris, **92**, p. 4-7, fig. — 1926. *L'Anisops producta* (Hém. Notonect.). Observations sur son anatomie et sa biologie. Arch. Zool. exp. et gén., Paris, **65**, p. 181-208, fig. — 1946. L'aptérisme chez les Insectes. Revue scientifique n° 3262-3263, **84**, p. 605-617, fig.

Poletajeff (N.) : 1880. Die Flugelmuskeln der Lepidopteren und Libelluliden. Zool. Anz., **3**, p. 212 et Zool. Rec., 1880, Ins., 7.

Portier (P.) : 1932. Sur la structure des ailes des Parnassiens (Lép. Rhopal.). C. R. Soc. Biol. Paris, **110**, p. 465. — 1932. Locomotion aérienne et respiration des Lépidoptères. Un nouveau rôle physiologique des ailes et des écailles. V^e^ Congrès int. entom., p. 25. — 1949. La Biologie des Lépidoptères. Paris (Lechevalier).

Potter (C.) : 1935. The biology and distribution of *Rhizopertha dominica*. Trans. ent. Soc. London, **83**, p. 449-482, fig.

Poujade (G.-A.) : 1881. Note sur les attitudes des Insectes pendant le vol. Ann. Soc. ent. Fr. (6), **4**, p. 197, pl.

Powell (P.-B.) : 1904-05. The development of wings of certain beetles and some studies on the origin of the wings of insects. J. N. Y. ent. Soc., **12**, p. 237-243; **13**, p. 5-22.

Praviel (G.) : 1937. Notes sur la morphologie externe du Carpocapse du pommier (*Laspeyresia pomonella*). Rev. Path. vég. Ent. agric. Paris, **24**, p. 112, pl.

Priell (H.) : 1913. Ueber ein elytrales Stridulum bie Käfern. Zool. Anz. Leipzig, **42**, p. 99.

Source : MNHN, Paris

PRESSWALLA (M. J.) et GEORGE (C. J.) : 1935. Dimorphism and coaptations of the wings of *Sphaerodema rusticum*. J. Univ. Bombay, **3**, p. 36-45, pl., fig. — Id., The morphology of *Sphaerodema rusticum*. l. c., **4**, 1936, n° 5, p. 29-67, pl. fig.

PRINGLE (J. W. S.) : 1948. The gyroscopic mechanism of the halteres of Diptera. Philos. Trans., London, B, **233**, p. 347-384, pl., fig.

PROCHAZKA (R.) : 1936. Etude sur l'importance morphomatique et systématique de la nervation des ailes des *Malacodermata* (en tchèque, somm., franç.). Sborn. ent. odd. Nar. Mus. Praze, **14**, p. 100, pl.

PROCHNOW (O.) : 1921-1921. Mechanik des Insektenfluges. *Ap.* SCHRÖDER's Handbuch der Entomologie, **1**, p. 534-569, fig.

PRUFFER (J.) : 1929. On sense organs and the innervation of the antennae and the wings of *Saturnia pyri*. Trav. Soc. Sc. Lettres-Vilno, Cl. Sci. math. nat., **3**, (1927), 81 p., pl., fig. — Id., On the innervation of the frenulum of Lepidoptera, l. c., **5**, (1929), 20 p., fig. — Id., On the micropterism by *Operophthera brumata* (somm. anglais). l. c. **7**, (1932), p. 19, pl., fig.

PRYOR (M. G. M.) : 1918. Hardness and colour of Insect cuticle. Proc. ent. Soc. Lond., (A), **23**, p. 96.

RABAUD (E.) : 1933. L'interdépendance des ailes des insectes et la capacité de vol. Bull. biol. Fr. et Belg., **67**, p. 31.

RABAUD (E.) et VERRIER (M.-L.) : 1916. Le caractère « aile candée » chez les Grillons. Bull. Soc. zool. Fr., **71**, p. 147, fig.

RACIECKA (M.) : 1928. On the innervation of the wings of *Rhopalocera* (somm. anglais). Trav. Soc. Sc., Lettres Vilno, Cl. Sci. math. nat., **4**, 40 p., pl., fig.

RAFFY (A.) : 1936. Les échanges respiratoires des Lépidoptères. II. Les échanges pendant le vol. Rôle des ailes et des organes de la circulation. Ann. Physiol. Physicochim., **12**, p. 1-12.

RAGGE (D. R.) : 1955. The wing-venation of the Orthoptera saltatoria. With notes on Dictyopteran wing-venation. London (B. M.).

RAYNAL (J.) : 1937. Contribution à l'étude des Phlébotomes de la Chine du Nord. Arch. Inst. Pasteur Indo-Chine, Saïgon, **7**, p. 37-99, pl.

REDTENBACHER (J.) : 1886. Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten. Ann. des K. K. Naturh. Hofmuseums, **1**, p. 153-231, pl.

REHN (J. A. G.) : 1932. On apterism and subapterism in the Blattinae. Ent. News. **43**, p. 201.

REID (J. A.) : 1911. The thorax of the wingless and short-winged Hymenoptera. Trans. ent. Soc. Lond., **91**, p. 367-446, fig.

REINIG (W. F.) : 1935. Uber anomalien der Flügelgeäders bei Syrphiden und ihre taxonomische Bedeutung. Dtsch. ent. Z. Berlin, p. 131-147, fig.

REUTER (E.) : 1937. Elytren und Alae Während der Puppen-und Käferstadien von *Calandra granaria* und *Calandra oryzae*. Zool. Jb., Jena, Anat., **62**, p. 419-502, fig.

RICHARD (G.) : 1951. Organogenèse des nerfs et des trachées alaires du Termite *Calotermes flavicollis*. Insectes sociaux, Fr., **1**, p. 177-188, fig.

Source : MNHN, Paris

Richards (O. W.) : 1919. The significance of the number of wing-hooks in bees and wasps. Proc. ent. Soc. Lond. (A), **24**, p. 75.

Richter (A. A.) : 1935. On the elytral venation of Coleoptera. Rev. Ent. U.R.S.S., Leningrad, **26**, p. 25-58, fig. (en russe, résumé anglais).

Riegel (G. T.) : 1918. The wings of *Braconidae*. Ann. ent. Soc. Amer. **41**, p. 139-149, pl. fig.

Ritter (W.) : 1911. The flying apparatus of the blow-fly. Smithsonian Inst. Misc. Coll., **56**, n° 12, 76 p., pl.

Robertson (C.) : 1926. Wing-veins of bees as strengthening elements. Psyche, **33**, p. 39.

Ross (H. H.) : 1936. The ancestry and wing venation of the Hymenoptera. Ann. ent. Soc. Amer., **29**, p. 99, pl.

Ruffo (S.) : 1935. Sul brachitterismo nella specie *Gryllotalpa gryllotalpa*. Atti Acad. Agric. Verona (**5**), p. 145, fig.

Ruhk (F.) : 1910. Stridulationsapparat *Spercheus*. Zs. wiss. Insbiol., **6**, p. 342.

Ruschkamp (F.) : 1927. Flugapparat der Käfer. Zoologica, Stuttgart, **28**, Heft, 75, 88 p., pl. fig. — 1928. Der Flugapparat der Käfer und seine Rückbildung. Natur. und Museum Frankfurt **57** (1927), p. 568; **58** (1928), p. 113, 205, 307, 414, 416, 18 fig.

Saalas (U.) : 1936. Ueber das Flügelgeäder und die phylogenetische Entwicklung der Cerambyciden. Ann. Zool. Soc. zool.-bot., Vanamo, **4**, p. 1-198, pls., fig.

Salt (G.) : 1937. The egg-parasite of *Sialis lutaria*. Parasitology, **29**, p. 539-553, fig.

Santschi (F.) : 1933. Sur l'origine de la nervure cubitale chez les Formicides. Mitt. schweiz. ent. Ges., Berne, **15**, p. 557, pl.

Schluter (J.) : 1933. Die Entwicklung der Flügel bei der Schlipfwespe *Habrobracon juglandis*. Z. Morph. Oekol. Tiere, **27**, p. 488-517, fig.

Schmid (F.) : 1955. Contribution à l'étude des *Limnophilidae* (Trichoptera). Bull. Soc. ent. Suisse, **28**, p. 1-246, fig.

Schmidt (E.) : 1939. Ueber die Bedeutung des Pterostigmas bei Insekten. Mitt. dtsch. ent. Ges. Berlin, **9**, p. 53, fig.

Schmieder (R. G.) : 1922. The tracheation of the wings of early larval instars of Odonata *Anisoptera* with special reference to the development of the radius. Ent. News, **33**, p. 257, pl., fig.

Schmitz (H.) : 1936. Der Aufbau der reduzierten Flügel bei den Termitoxeniiden. Zool. Anz. Leipzig, **114**, p. 209, fig. — 1938. *Phoridae*. *Ap.* Lindner, Flieg. palaearct. Reg. Stuttgart, **33**, p. 1-300, pls., fig.

Schneider-Orelli (O.) : 1937. Ueber die Alpensegler-parasiten *Crataerina melbae* und *C. pallida*. Mitt. schweiz. ent. Ges., Berne, **17**, p. 4-20, fig.

Schulze (P.) : 1912. Die Flügelrudimente der Gattung *Carabus*. Zool. Anz. Leipzig, **40**, p. 188.

Schwanwitsch (B. N.) : 1925. On a remarkable dislocation of the components of the wing-pattern in the Satyrid genus *Pierella*. Entomologist, London, **58**, p. 266, fig. — 1926. On the modes of evolution of the wing-pattern in Nymphalids and certain other families of the Rhopalocerous Lepidoptera. Proc. zool. Soc. London, p. 493-508, pl. — 1930. Studies

Source : MNHN, Paris

upon the wing-pattern of *Prepona* and *Agrias*, two genera of South-American Nymphalid butterflies. Acta Zool., Stockholm, **11**, p. 289-424, pls., fig. — 1930. Studies upon the wing-pattern of *Catagramma* and related genera of South-American Nymphalid butterflies. Trans. zool. Soc. London, **21**, p. 105-281, pls., fig. — 1935. Evolution of the wing-pattern in Palaearctic *Satyridae*. III, *Pararge* and five other genera. Acta Zool. Stockholm, **16**, p. 143-281, pl. fig. — 1935. Superposition of pattern components in a species of Amathusiid butterflies. Entomologist, London, **69**, p. 128 et 157, fig. — Id., Symmetry in the wing-pattern of some Papilionid butterflies, l. c., **69**, (1936), p. 7, fig. — 1945. Wing-pattern in Lycaenid Lepidoptera. Proc. ent. Soc. London (A), **20**, p. 97, fig. — 1949. Evolution of the wing-pattern in the Lycaenid Lepidoptera. Proc. zool. Soc. London, **119**, p.189-263, 337 fig. — Voyez aussi SHVANVICH.

SCHWANWITSCH (B. N.) et SOKOLOV (G. N.) : 1931. On the wing-pattern of the genus *Lethe* (Lep.). Acta Zool. Stockholm, **15**, p. 153-181, fig.

SCHWARZ (H. F.) : 1948. Stingless bees (*Meliponidae*) of the Western Hemisphere. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. **90**, XVIII-546 p., pl. fig.

SCOTT (H.) : 1933. General conclusions regarding the insect fauna of the Seychelles and adjacent Islands. Trans. Linn. Soc. London (Zool.), **19**, p. 307-391, pl.

SEELIGER (R.) : 1943. Genetische Untersuchungen an dem Flügelmuster des Bohnenkäfers *Zabrotes subfasciatus* (Col.). Z. indukt. Abstamm.-u. VererbLehre, Berlin, **81**, p. 196-251, fig.

SEGAL (B.) : 1933. The hind wings of some *Dryopidae* in relation to habitat (Col.). Ent. News, **44**, p. 85, pl.

SELLIER (R.) : 1952. La différenciation de l'appareil sonore élytral des mâles de Gryllides. C. R. Acad. Sc., **234**, p. 1639. — 1954. Recherches sur la morphogenèse et le polymorphisme alaire chez les Orthoptères Gryllides. Ann. Sc. nat., (11), **16**, p. 595-739, fig.

SELLKE (K.) : 1936. Biologische und morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnaken (Tipul.). Zs. wiss. Zool., Leipzig, **148**, p. 465-555, fig.

SEMENOV (A.) : 1903. Sur la structure et le rôle du pédoncule mésothoracique chez certains Coléoptères. Rev. russe entom., **3**, p. 85 (en russe).

SEMICHON (L.) : 1924. Sur le tissu adipeux dans les ailes de l'Hyponomeute. Bull. Soc. ent. France, p. 207.

SEMPER (C.) : 1857. Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zs. wiss. Zool., **8**, p. 326-339, pl.

SEN (A. C.) : 1933. Anomalies in the wing-structure of *Pompilus wroughtoni* (Hym.). J. Dep. Sci. Calcutta Univ., **10**, 2 p., fig.

SERVADEI (A.) : 1933. Nota su un nuovo dittero Antomiide (*Hylemyia Servadei*) dannoso alle iridacee del gen. Iris. Boll. Lab. Ent. Bologna, **6**, p. 93-114, pl. fig. — Id., Appunti biologici e morfologici sull'*Eurydema ornatum* (Hem.). l. c. **7**, 1935, p. 303-337, pl., fig.

SHANNON (R. C.) : 1924. Some special features of the wings of Diptera. Insec. Inse. Menst. **12**, p. 34, pl.

SHANNON (R.C.) et BROMLEY (S.W.) : 1924. Radial venation in the [Diptera] *Brachycera*, l. c., p. 137, pl.

Source : MNHN, Paris

Shaw (F. R.) : 1947. Some observations on the variation in wing-venation in the *Mycetophilidae*. Amer. Midl. Nat., **38**, p. 708, fig.

Shipley (A. E.) et Wilson (E.) : 1902. On a possible stridulating organ in the Mosquito (*Anopheles maculipennis*). Trans. Roy. Soc. Edinburg, **40**, p. 367.

Shull (A. F.) : 1929. The effect of intensity and duration of light and of duration of darkness, partly modified by temperature upon wing-production in Aphids. Arch. Entw. Mech., Berlin, **115**, p. 825-851, fig.

Shvanvich (B. N.) : 1915. On the ground-plan of the wing pattern of Lepidoptera (en russe, somm. angl.). Zool. Jl., Moscou, **24**, p. 99-111, fig. — 1948. On the pattern of the wing of the butterflies (*Hesperiidae*) (en russe). C. R. Acad. Sc. U.R.S.S., Moscou (N. S.), **59**, p. 789, fig. — 1918. Evolution of the wing-pattern in Palaeartic *Satyridae*. IV. Polymorphic radiation and parallelism. Acta Zool. Stockholm, **29**, p. 1-61, 263 fig. — (Voyez aussi Schwanwitsch).

Silvestri (F.) : 1917. Contributo alla conoscenza dei Phoridi (Insecta Diptera) Termitofili del Brasile. Acta pontificia Acad. Sc., Roma, **10**, p. 281-296, fig.

Simonovic (N.) : 1910. Eine eigentümliche Erscheinung im anatomischen Bau der Bienflügel. Russ. pcelovod. list. St. Petersburg, **25**, p. 235.

Slastshevskij (P.) : 1928. Das Vorderflügelgeäder und die Schuppenbekleidung bei den Männchen von fünf nordkaukasischen *Hybernia*-arten (en russe). Rev. russe Ent., **22**, p. 29-52, fig.

Snodgrass (R. E.) : 1909. The thorax of insects and the articulation of the wings. Proc. U. S. Nat. Mus., **36**, p. 511-595, pl. — 1927. Morphology and mechanism of the insect thorax. Smith. Misc. Coll., **80**, 1, p. 1-108, fig. — 1929. The thoracic mechanism of a grasshopper and its antecedents. l. c., Washington, **82**, 111 p., fig. — 1929. How insects fly. Ann. Rep. Smithson. Inst. Washington, p. 383-421, fig. — 1935. Principles of insect morphology. N. Y. (McGraw-Hill). — 1942. The Skeleto-muscular mechanisms of the Honey-bee. Smiths. Misc. Coll. **103**, p. 1-120, fig.

Sokolar (F.) : 1913. Die Deckenskulptur des *Carabus violaceus*. Wien Verh. Zool Bot. Ges., **63**, p. 91, pl.

Spieth (H. T.) : 1932. A new method of studying the wing-veins of the Mayflies and some results therefrom (*Ephemeridae*). Entom. News, **43**, p. 103. — 1947. Taxonomic studies on the *Ephemeroptera*, IV. The genus *Stenonema*. Ann. ent. Soc. America, **40**, p. 87-122, fig.

Stellwaag (F.) : 1910. Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene. *Ap.* Enoch Zander, Handbuch der Bienenkunde, II et Zs. wiss. Zool., Leipzig. **95**, p. 518-550, taf. — 1914. Die Ahula der Käfer. D. ent. Zs. Berlin, p. 119-131. — 1916. Wie steuern die Insekten während des Fluges ? Biol. Zentralb., **36**, p. 30-41.

Sterneck (J.) : 1938. Zur Kenntnis von *Lithosia* und *Pelosia*. Zs. öst. Ent. Ver. Wien, **23**, p. 13, 31, 46, 51, 59, 69, pl., 59 fig.

Stichel (H.) : 1922. Die Axillaris der *Papilionidae*. D. ent. Zs. Berlin, p. 332.

Source : MNHN, Paris

STICKNEY (F. S.) : 1934. The external anatomy of the Parlatoria date scale, *Parlatoria Blanchardi*, with studies of the head skeleton and associated parts. Tech. Bull. U. S. Dept. Agric., Washington, n° 421, 67 p., fig.

STRAND (E.) : 1913. Bemerkung zu J. Redtenbacher's « Vergl. Studien über d. Flügelgeäder der Insekten ». Intern. ent. Zs., **7**, p. 52. — 1921. Bermerkungen über Geschlechtsbestimmung und Geäderuntersuchungen bei Lepidopteren. Ent. Zs. Frankfurt, **35**, p. 1 et 5.

SUFFERT (F.) : 1929. Die Ausbildung der imaginalen Flügelschnittes in der Schmetterlingspuppe. Zs. morph. Oekol. Tiere, **14**, p. 338-359, fig.

SWINTON (A. H.) : 1877. On stridulation in the genus *Ageronia*. Ent. mon. Mag., **13**, p. 208. — 1889. Stridulation in *Vanessa Antiopa*. Insect Life (Wash.), **1**, p. 307-308, fig.

TAKAHASHI (R.) : 1922. Some problems concerning the wings of Insects, 1921. — J. Zool. Tokyo, **1**, p. 3.

TAMS (W. H. T.) : 1929. Notes on the study of wing-patterns of moths. Nat. Hist. Mag., London, **2**, p. 58, pl.

TANAKA (T.) : 1926. Homologies of the wings veins of the Hemiptera. Annotat. zool. Japonenses, **2**, p. 33-51, pl.

TANNERT (W.) : 1958. Die Flügelgelenkung bei Odonaten. Eine funktionsmechanische Studie der Morphologie und Anatomie des Flügelgelenkung von vier Libellenarten. D. ent. Zs., **5**, p. 391-455, 43 fig., pl.

TAUBER (O. E.) et CLARE (S.) : 1912. Circulation in the wings of the cockroach *Blattella germanica*. IV. Circulation in unsclerotized wings under normal and experimental conditions. Trans. Amer. Microsc. Soc., **41**, p. 290.

TEODORO (G.) : 1923. Sugli apparati di coaptazione negli emitteri. Boll. Soc. ent. Ital., **55**, p. 58, — 1924. Sulla struttura delle elitre negli emitteri eterotteri. Redia, Florence, **15**, p. 79, fig. — Id., Sopra un particolare organo esistente nelle elitre negli eterotteri. l. c., p. 87, fig. — 1924. Ulteriori ricerche sull'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri. Boll. Soc. ent. Ital., **56**, p. 34. — Id. ,Sull'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri (quinta contr.). l. c., p. 124. — 1925. Sull'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri. (6e contrib.). Atti Mem. Accad. Sci. Veneto-Trentino-Istriana, **15**, p. 49. — Id., Sulla struttura delle elitre dei coleotteri. l. c. (3), **14** (1926), p. 3. — Id., Sull'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri. I. c. (3), **15**, (1926), p. 49. — Id., L'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri. l. c., (3), **16**, (1926), p. 99. — 1927. L'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri. Redia, Florence, **16** (1925), p. 13, fig. — Id., Apparati di uncinamento negli Omotteri. l. c., **16** (1927), p. 139, fig. — 1930. L'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri (Ottava Contrib.). Boll. Zool., Napoli, **1**, p. 137. — 1932. Apparati di uncinamento alari negli Emiterri. Arch. zool., Torino, **16**, p. 997. — 1932. Ricerche sull'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri (nona contrib.). Boll. Soc. ent. Ital., **64**, p. 115. — 1941. Ricerche sull'apparato di uncinamento alare negli eterotteri (decima contrib.). P. V. Soc. tosc. Sci. nat., Pisa, **50**, p. 27.

Source : MNHN, Paris

Thomas (J. G.) : 1952. A comparison of the pterothoracic skeleton and flight muscles of male and female *Lamarckiana* sp. Proc. ent. Soc. London, **27**, A, 12 p.

Tiegs (O. W.) : 1954. The flight muscles of insects. Philos. Trans., London, B, **238**, p. 221-347.

Tillyard (R. J.) : 1916. Studies in Australian Neuroptera, n° 1. The wing-venation of the *Myrmeleonidae*. Proc. Linn. Soc. N. S. W., Sydney, **40**, p. 734-752, fig. — 1917. The wing-venation of Lepidoptera (preliminary report). Proc. Linn. Soc. N. S. W., Sydney, **42**, p. 167. — Id., Studies in Australian *Neuroptera*, n° 2, The wing-venation of *Chorista australis*, l. c., **43** (1918), p. 395, pl. — Id., n° 5, the structure of the cubitus in the wings of *Myrmeleontidae*, l. c., **43**, p. 116. — Id., the Panorpoid complex, part I, the wing-coupling apparatus, with special reference to the *Lepidoptera*, l. c., **43** (1918), p. 265-319, pl., Part 3, the wing-venation, l. c., **44**, p. 533-718, pl. — 1922. New researches upon the problem of the wing-venation of *Odonata*. A study of the tracheation of the larval wings in the genus *Uropetala* from New-Zealand. Ent. News, **33**, p. 1-7 et 45, pl. fig. — 1923. The wing-veins of the order *Plectoptera* or Mayflies. J. Linn. Soc. London (Zool.), **35**, p. 143-162, fig. — 1925. A new species of spoon-winged lacewing (fam. *Nemopteridae*, Order *Neuroptera Planipennia*) from Western Australia. J. R. Soc. W. Austr., Perth, **12**, p. 1, fig. — 1926. The Insects of Australia and New-Zealand. Sydney (Angus et Robertson). — 1927. The ancestry of the order *Hymenoptera*. Trans. Ent. Soc, London, **75**, p. 307, pl. fig. — 1928. The evolution of the order *Odonata*. Part I. Introduction and early history of the order. Ind Rec. Mus., Calcutta, **30**, p. 151-172, fig. — 1931. The wing-venation of the order Isoptera. I. Introduction and the family *Mastotermitidae*. Proc. Linn. Soc. N. S. W. Sydney, **56**, p. 371-390, pl., fig. — 1935. The evolution of the Scorpion-flies and their derivatives (order *Mecoptera*). Ann. Ent. Soc. Amer., 28, p. 1-45, fig.

Tillyard (R. J.) et Fraser (F. C.) : 1938-1939. A reclassification of the order *Odonata* based on some new interpretation of the venation of the dragonfly wing. I, Austral. Zool., Sydney, **9**, p. 125-169, fig. II. Id., l. c., **9**, p. 195-221, fig.

Ting (P. C.) : 1937. A new species of *Dyslobus* with notes on vestigial hind-wing and genitalia as characters in the Ortiorrhynchid weevils (*Otiorrhynchinae*). Bull. S. Calif. Acad. Sc., **36**, p. 79, pl.

Tokunaga (M.) : 1932. Morphological and biological studies on a new marine Chironomid fly, *Pontomyia pacifica*, from Japan. Mem. Coll. Agric., Kyoto Imp. Univ., **19**, 56 p., fig. pl. — 1935. A morphological study of a Nymphomyiid fly. Philipp. J. Sci., **56**, p. 127-214, pl. fig.

Tonnoir (A.) : 1923. Nouvelle contribution à l'étude des *Psychodidae* et description de dix espèces nouvelles d'Europe. Ann. Soc. ent. Belg., **62**, p. 153-181, fig.

Torres (B. A.) : 1941. Algunas interesantes alteraciones en el plan de la nervacion alar en *Cicadidae*. Notas Mus. La Plata, Buenos-Aires, **6** (Zool.), pl. 519-530, pl. et fig.

Source : MNHN, Paris

TOWER (W. L.) : 1903. The origin and development of the wings of *Coleoptera*. Zool. Jahrb., Anat., **17**, p. 517-572, fig. et pl.

TOXOPEUS (L. J.) : 1937. Ueber *Euploea deutiplaga* (Lep. Danaidae). Ent. Meded. Ned.-Ind., Buitenzorg, **3**, p. 63, pl.

TRUKHANOV (I. F.) : 1939. Phenomenon of wing reduction in some Hemiptera. C. R. Acad. Sci. U.R.S.S., (N. S.), **23**, p. 982, fig.

TULLOCH (G. S.) : 1931, Vestigial wings in *Diacamma* (Hym. Formicidae). Ann. ent. Soc. Amer., **27**, p. 273, fig.

TUOMIKASKI (R.) : 1941. Muuan kummallinen siipimuutunnainen. Luonnon Ystävä, Helsinki, **45**, p. 128, fig. (Mécopt.).

TURNER (J. A.) : 1921. Observations in the structure of some Australian Lepidoptera Homoneura, including the diagnoses of two new families. Trans. Ent. Soc. London, p. 592, fig. — Id., Further notes on *Anomoses* (Lép.). l. c., **75**, 1927, p. 63, fig.

UHMANN (E.) : 1942. Die Deckenskulptur von *Acmenychus inermis*. Erste Studie zum Gesetz der Dornen bei der Gruppe der *Hispini*. Ent. Bl., Krefeld, **38**, p. 211, fig. — 1943. Die Deckenskulptur der *Oncocephala*-Arten. Zool. Anz. Leipzig, **141**, p. 241-255, fig. — 1943. Die Deckenelemente der *Hispini*. Folia zool. hydrobiol., Riga, **12**, p. 202, fig. — 1947. Die Deckenelemente der Hispinae-Gruppen *Chalepini* und *Uroplatini* (Col. Chrysom.). Rev. ent. Rio de Janeiro, **18**, p. 113-138, fig. — 1948. Hispinen aus dem naturhistorischem Museum Basel. Verh. naturf. Ges. Basel, **59**, p. 12-28. — 1949. Die Deckenelemente des Hispini. Ent. Bl., Crefeld, **41-44**, (1945-48), p. 177-189, fig.

ULRICH (W.) : 1930. Die Strepsipteren-Männchen als Insekten mit Halteren an Stelle der Vorderflügel. Z. Morph. Oekol. Tiere, **17**, p. 552-624, pl., fig.

VERHOEFF (K. W.) : 1919. Ueber Bau und Faltung der Flügel von *Forficula auricularia*. 8. Dermapteren-Aufsatz. Arch. Natg. Abt., A, **83**, Heft 7 (1917), p. 1-23, pl.

VERITY (R.) : 1913. Le farfalle diurne d'Italia. Considerazioni generali e superfamiglia *Hesperides*. II. Divisions *Lycaenida*. Florence (Marzocco).

VERRIER (M.-L.) : 1916. Les variations de la nervation alaire chez les Ephéméroptères. C. R. Acad. Sc., Paris, **222**, p. 609.

VIETTE (P.) : 1955. Position systématique et appareil stridulant de *Pemphigostola syncmonistis*, de Madagascar. Bull. Soc. ent. France, **40**, p. 176, fig.

VIGNON (P.) : 1926. Sur l'anatomie des organes du vol chez les Phasgonuridées actuelles et chez les Protolocustides du Houiller. C. R. Acad. Sc., Paris, **182**, p. 1355. — 1927. Sur la nervation primitive de l'aile des insectes et sur les changements que les Orthoptères ont apportés au plan original. C. R. Acad. Sc., Paris, **184**, p. 234, fig. — 1929. Sur la morphologie et l'évolution de l'aile postérieure chez les Coléoptères. C. R. Acad. Sc., Paris, **189**, p. 199, fig. — Id., Sur l'aile des Hyménoptères, l. c., p. 499, fig. — 1929. Introduction à de nouvelles recherches de morphologie comparée sur l'aile des Insectes. Arch. Muséum Hist. nat., Paris (6), **4**, p. 89-123, fig. pl. — 1931. Recherches sur les Sauterelles-feuilles de l'Amérique tropicale. l. c., (6), **5**,

Source : MNHN, Paris

p. 57-211, fig., pl. et phot. — 1932. Sur l'aile postérieure des Coléoptères. C. R. Acad. Sc., Paris, **194**, p. 563. — Id., Explication morphologique des ailes chez les Diptères et les Coléoptères. l. c., p. 1517, fig. — 1932. Nomenclature des veines de l'aile chez les Diptères. Enc. ent. Paris, Sér. B II, Dipt., **6**, p. 133-112, fig. — Id., L'aile primitive des Diptères. l. c., p. 142, fig. — 1933. Sur la base de l'aile chez les Insectes. Formations pseudocostales et transverses. C. R. Acad. Sc., Paris **196**, p. 2028, fig.

Vignon (P.) et Séguy (E.) : 1929. Sur la présence, chez les Diptères, de la médiane postérieure vraie, et sur la régression que subit la médiane haute chez les Syrphides. Bull. Soc. ent. Fr., p. 226, fig. — Id., Sur la présence de la nervure médiane haute chez les Diptères. C. R. Acad. Sc., **188**, 1929, p. 1699, fig.

Vimmer (A.) : 1928. *Asphondylia* (Dipt.). Acta Soc. ent. Cech. Prague, **25**, p. 14, fig. — 1937. Ueber die Beziehungen der Flügfähigkeit zur Reduktion des Abdomens, als Beweis zur Theorie Prof. Komareks (somm. allemand). Vest. ceskosl. zool. spolec. Praze, **5**, p. 11.

Vitrac (L.) : 1913. Un nouveau Lymexylonide américain, *Atractocerus antillarum*. Insecta, Rennes, **3**, p. 168, fig.

Vogel (R.) : 1910. Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane des Schmetterlingsflugels. Zool. Anz., **36**.

Voskresenskaya (A. K.) : 1947. Functional peculiarities of the neuromuscular apparatus of wings in insects (en russe). Physiol. Zh. U.R.S.S. Moscou, **33**, p. 381-392, fig.

Voss (F.) : 1913. Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. Verh. D. Zool. Ges. Berlin, **23**, p. 119, et 1914, **24**, p. 59.

Waddington (C. H.) : 1942. The development of rudimentary wings in *Ptinus tectus*. (Col. Ptinidae). Proc. zool. Soc. Lond., (A), **112**, p. 13, fig.

Wakabayashi (H.) : 1937. Abnormal venation in *Papilio magellanus* (en japonais). Zephyrus, Fukuoka, **7**, p. 67, fig.

Warnecke (G.) : 1913. Ein wenig beachteter wichtiger sekundärer Geschlechtsunterschied bei Lepidopteren (der Haftborstenapparat der Flügel). Arb. morphol. taxon. Ent., **10**, 3, p. 153.

Warren (B. C. S.) : 1936. Monograph of the genus *Erebia*. London (B. M., N. H.).

Weber (H.) : 1925. Der Thorax der Hornisse. Ein beitrag zur vergleichenden Morphologie des Insektenthorax. Zool. Jahrb., Jena, Abt. Anat., **47**, p. 1-100, pl., fig. (*Vespa crabro*). — 1936. *Copeognatha*. *Ap.* Schulze. Biol. Tiere. Dtschl., Berlin, Lief. **39**, Teil 27, 50 p., fig.

Weber (P.) : 1948. Flügelform und Geäder der europäischen *Gelechiidae*. Mitt. schweitz ent. Ges., Berne, **21**, p. 215-232, 16 pl., fig.

Weinland (E.) : 1890. Ueber die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zs. wiss. Zool. **51**, p. 55-166, pl.

Weismann (A.) : 1864. Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. Wiss. Zool., **14**, p. 187-336.

Source : MNHN, Paris

Weiss (P.) : 1922. Mitteilungen aus der Biologischen Versuchsanstalt Bº 83. Winkelmessungen am Schmetterlingsflügel. Anz. Ak. Wien, **59**, p. 205. — 1925. Winkelmessungen am Schmetterlingsflügel. Arch. mikros. Anat., Berlin, **104**, p. 409-120, fig.

West (L. S.) : 1951. The Housefly, its natural history, medical importance, and control. New York (Comstock).

Westwood (J. O.) : 1878. Descriptions of some minute Hymenopterous Insects. Trans. Linn. Soc. (2), **1**, p. 583.

Weyer (F.) : 1933. Neuere variationstatistische Ermittlungen über Flügellänge und Maxillenindex als Rassenmerkmal von *Anopheles maculipennis*. Zool. Anz., Leipzig, **103**, p. 244-253, fig.

Wheeler (L. R.) : 1916. Sex brands in *Ideopsis gaura*, race *perakana* (*Danaidae*). Ent. Rec. London, **58**, p. 149.

Wheeler (W. M.) : 1926. Les Sociétés d'Insectes, leur origine, leur évolution. Paris, (Doin). — 1921. Observations on army ants in British Guiana. Proc. Amer. Acad. Arts. Sci., Boston, **56**, p. 291-328, fig.

Wigglesworth (V. B.) : 1946. Organs of equilibrium in flying insects. Nature, London, **157**, p. 655. — 1950. A new method for injecting the trachae and tracheoles of Insects. Quart. J. Microsc. Sc. Lond., **91**, p. 217.

Wilkinson (K.) : 1940. Wing mechanism and folding in Coleoptera. Trans. Eastbourne nat. Hist. Soc., **12**, p. 9-13.

Will (H. C.) : 1933. Wing-venation variations in the rose-sawfly, *Emphytus cinctipes* (Tenthredinidae). Proc. Pennsylvania Acad. Sc., Harrisburg, **7**, p. 30, fig.

Wille (J.) : 1924. Die verschiedenen Bewegungs-arten des *Rhipipteryx chopardi* (Orth.). Zool. Anz. Leipzig, **61**, p. 49-72, fig.

Willey (A.) : 1936. Reductions and reversions. Trans. roy. Soc. Canada, Ottawa, (3), **30**, p. 115-137, fig.

Williams (C. M.) : 1947. A morphological and physiological analysis of the flight of Diptera, with special reference to the factors controlling the frequency of wing beat. Summ. Theses Harvard Univ. Cambridge, Mass., 1941, 1945, p. 74.

Wilson (J. W.) : 1930. The genitalia and wing venatioв of the *Cucujidae* and related families. Ann. Ent. Soc. Amer., **23**, p. 305-358, 78 fig.

Wilson (S. J.) : 1934. The anatomy of *Chrysochus auratus* (Col. Chrysom.) with an extended discussion of the wing venation. J. New York ent. Soc., **42**, p. 65-84, pl.

Withycombe (C. L.) : 1922. The wing venation of the *Coniopterygidae*. Entomologist, London, **55**, p. 224, fig. — Id., of *Raphidia maculicollis*. l. c. **56**, 1923, p. 33, fig.

Wonfor (T. W.) : 1868-1869. On certain Butterfly scales, characteristic of sex. Quart. J. Micr. Sc. (n. s.), **8** et **9**, p. 80 et 19.

Woodworth (C. W.) : 1906. The wing-veins of Insects. Univ. Calif. Public., Agric. Exp. Stat., Techn. Bull. Ent., **1**, p. 1-152. — 1923. The wings of *Bombyx mori*. Ent. News., **34**, p. 33.

Yasumatsu (K.) : 1951. Sur un remarquable Aphiide du Japon. Revue fr. Entom., **18**, p. 171, fig.

Source : MNHN, Paris

YEAGER (J.-F.) et HENDRICKSON (G. O.) : 1931. Circulation of blood in wings and wing-pads of the cockroach *Periplaneta americana*. Ann. ent. Soc. Amer., **27**, p. 257-272.

YUKI (Z.) : 1936. On the wing area and the weight of Butterflies (en japonais). Zephyrus, Fukuoka, **6**, p. 363.

ZACWILICHOWSKI (J.) : 1931. Sur l'innervation et les organes sensoriels des ailes chez les insectes. C. R. Acad. Cracovie, n° **3**, p. 10. — Id. Des ailes de l'abeille (*Apis mellifica*). l. c., 1933, n° **9**, p. 7. — Id., Sur les ailes des Trichoptères, l. c. 1933, n° 10, p. 7. — 1932. Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane des Flügel von Insekten, Teil II, III. Bull. int. Acad. Cracovie, B. 11, p. 391-422, pl.; B. 11, p. 9-28, pl. — Id., Von Schnabelfliegen (*Panorpa*). l. c., 1933, B II, p. 109-124, pl.— 1934. Recherches sur l'innervation et les organes sensoriels des ailes. C. R. Acad. Cracovie, n° 3, p. 5 (Orth.); n° **5**, p. 5 (Orth.); n° 7, p. 5 Dipt.); n° **8**, p. 6 (Dipt.); n° **9**, p. 6 (Dipt.). — Id., Bull. int. Acad. Cracovie, B 11., p. 89-104, pl. (Orth.); B II, p. 275-289, pl. (Hym.); B 11, p. 305-329, pl. (Trichopt.). — 1935. Innervation of wings in Insects. Rozpr. Wydz. mat. przyr. Akad. Um., Krakow (B), **70**, 1931, p. 1-155, pl. — 1935. Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Feldheuschrecke *Stauroderus biguttulus*. Bull. int. Acad. Cracovie, 1934, B II, p. 187, pl. — Id., Von Lausfliege *Oxypterum*. l. c. 1934, B II, p. 251, pl. — Id., Die Sinnesnervenelemente der Schwingers und dessen Homologie mit dem Flügel der *Tipula paludosa*. l. c., 1934, B II, p. 397-414, pl. — Id., Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügels der Schnake *Tipula paludosa*., l. c. p. 375, pl. — Id., Der Flügel von *Aphrophora alni*. l. c., 1936, B 11, p. 85-99, pl. — Id., Von Afterfrühlingsfliege *Isopteryx tripunctata*. I. c., 1936, B II, p. 267-281, pl.

ZALESSKY (G.) : 1932. On the wing venation of dragonflies and mayflies and their phylogenetic evolution (en russe, somm. angl.). Bull. Acad. Leningrad, p. 719-733, fig. — 1933. Observations sur la nervation des ailes des Odonates et des Ephéméroptères et leur évolution phylogénétique à la lumière de l'étude de l'insecte permien *Pholidoptilon camense*. Bull. Soc. géol. France (5), **3**, p. 497-520. — 1943. Exposé sommaire des raisons du changement de la terminologie pour la nervation des ailes des insectes (en russe, somm. franç.). Zool. Zh., Moscou, **22**, p. 154-169, fig. — 1944. A brief statement of reasons for some changes in the terminology of insect-venation. Proc. ent. Soc. London (A), **19**, p. 37, fig.

ZALOKAR (M.) : 1947. Anatomie du thorax de *Drosophila melanogaster*. Rev. Suisse Zool., **54**, p. 17-51.

ZEUNER (F. E.) : 1939. Fossil *Orthoptera Ensifera*. London (B. M.) .— 1942. The *Locustopsidae* and the phylogeny of the *Acridoidea* (Orthopt.). Proc. ent. Soc. Lond., (B), **11**, p. 1-18, pl., fig. — 1943. On the venation and tracheation of the Lepidopterous fore-wing. Ann. Mag. nat. Hist. London (11), **10**, p. 289-301, fig.

Source : MNHN, Paris

INDEX ALPHABÉTIQUE

(Les chiffres se rapportent aux numéros des paragraphes).

abeille (Apis), 56, 65, 71, 229, 338, 339, 348, 349, 374.
Abraxas, 44.
accessoires (nervures), 168.
Acentropus, 287.
Achalinoptères, 516.
Acilius, 279.
Aeraea, 511.
Acrididés, 52, 53, 153, 213, 215, 254, 270, 355, 360, 438.
action des ailes sur l'abdomen (org. sonores) 362.
action des ailes sur le thorax (org. sonores), 353.
action des ailes antérieures l'une sur l'autre (stridul.), 356.
action des ailes antérieures sur les postérieures (stridul.), 359.
action d'une patte contre une aile (stridul.), 354.
aculae, 37, 511.
adéphages, 295, 543.
Aëdes, 373.
Aegérides, 511.
Aeshna, 374.
Aeshnidae, 174.
Ageronia, 353.
Agiais, 287.
Agrions, 368.
ailes conniventes, 244, 507.
ailes convolutées, 191.
ailes enroulées, 191, 192.
ailes inférieures pliantes, 246.
ailes membraneuses, 243.
ailes mésothoraciques, 21, 242.
ailes métathoraciques, 21, 242.
ailes supérieures pliantes, 249.
ailes tectiformes, 245.
alres, 223.
aire articulaire, 95, 224.
aire basale, 224.
aire cunéiforme radiale, 223.
aire de glissement, 198.
aire discale (discoïdale), 224.
aire discale tegminale, 224.
aire médiastinale, 223.
aire pétiolaire, 222.
aire propulsive, 198.
aire scapulaire, 223.
aire stridulante, 352.
aire subcostale, 251.
aire suturale, 251.
aire tegminale, 224.
aire ulnaire, 223.
Ajax, 126.
Aleurodes, 477.
aliotropie mieroptère, 300.
alternance (loi d') [nervures], 135.
alternance des générations, 276.
alule, 233, 528, 540.
Amalopteryx, 33, 241.
anales (nervures), 160 et sq.
anastomose, 226, 422, 503.
anastréphoptère, 28.
Ancyra, 470.
androconiales (écailles), 42.
anergates, 301.
angle anal, 199.
angle huméral, 199, 256.
angustipennes, 238.
Anisoptères, 126, 217, 232, 244, 323.
anneaux de Newton, 37.
Anomalopteryx, 506.
Anophèles, 353.
antéalle, 21.
anténodales, 174.
Anthrax, 41.
antisquame, 237, 529.
apertum, 220, 543.
Aphidides, 300, 315, 470, 472.
Aphilides, 265.
Aphodius, 316.
Apis (v. abeille).
apophyses notales, 97.
apophyses pleurales, 97.
appareil circulatoire, 53.
appareil striduiant, 352-366.
aptères, 283.
Apterina, 297.
aptérisme, 298-306.
Apterodastus, 295.
Aptérogynides, 315.
aptérygotes, 1, 8.
aptiliotes, 1, 3t5.
Araschnia, 289.
arehédietyon, 7, 172.

Source : MNHN, Paris

archet, 352, 356, 358.
Archichauloides, 38.
Arctia, 282.
Arctiides, 343.
arculus, 175, 393, 451, 528, 550.
aréocelle, 221.
aréole, 221, 224, 513.
aréole discoïdale, 208.
aréole postérieure, 451.
aréolettes, 222.
Argasidius, 355.
Argiva, 359.
Argynnes, 285.
Arhaphe, 355.
Ariasella, 33, 241, 324.
articulation basale, 10, 93, 474, 519, 531.
Ascalaphes, 179, 490.
Ascodipteron, 322.
Atractocerus, 268.
Attacidés, 519.
Auchénorrhynques, 477.
Augiades, 343.
axillaire (excision), 235.
axillaire ramifiée, 159, 163.
axillaires (nervures), 163, 164, 358, 466.
axillaires (sclérites), 105.
axillaris (nervure), 163.
axis, 256.

Baetis, 386.
balanciers, 67, 324, 547.
basalaire (épipleurite), 84, 85.
basicosta, 524.
basilaire (espace), 225.
Bathmis, 227.
Bathysclines, 320.
battement, 369.
Bélostomes, 317.
Beraea, 274.
Bérothides, 38, 40, 484.
Biorhiza, 294.
Bittacus, 497, 550.
Blastophaga, 301.
Blattides, 404.
Blattoptéroides, 402.
Blépharocérides, 194.
Bombyilides, 237.
Bombyx, 17, 290, 308.
Boreus, 278.
bourdonnement, 351.
bourgeon alaire, 29.
brachiolum, 525.
brachium, 456.
Brachycères, 64, 194, 236, 299.
brachyptères, 268, 293, 299, 342.
brachyptérisme, 293, 298, 431.
Brachytrypes, 185.
Braconides, 277, 288.
bulles, 226.

Cacicus, 355.
Cacoecia, 308.
Caenis, 382, 383, 386.
Calliphore, 325, 326.
Calopteryx, 276, 390.
Calosoma, 258.
Calotermes, 19, 195, 412, 413.
calyptères, 236.
Campsurus, 381.
Carabiques, 258, 365.
Carabus, 257, 258, 270, 334.
caractères sexuels secondaires, 276.
Carnus, 307.
carpus, 228, 396.
Cécidomyies, 178.
cellules alaires, 218.
cellule discoïdale, 208, 218, 220, 512.
cellule hypostigmatique, 229.
cellule intruse, 221, 513.
cellule lancéolée, 225.
cellule poststigmatique, 229.
cellule post-triangulaire, 208.
cellule protomésale, 222.
cellule substigmatique, 229.
cellule thyridiale, 226, 504.
Cérambycides, 295.
Cerambyx, 334.
Cératopogon, 54, 350.
Cératopogonides, 373.
Cercopides, 252, 321.
Cerioides, 194.
Cétonides, 355.
Chaetopteryx, 39.
Chalcidides, 300, 301, 551, 556.
Chalcidiens, 148, 178, 249.
champs alaires, 197.
champ anal, 186, 197, 198, 200, 213.
champ antérieur, 186, 201, 212, 213.
champ apical, 200.
champ axillaire, 186.
champ costal, 186, 197, 203.
champ discoïdal, 186, 197, 203, 224.
champ dorsal, 186.
champ jugal, 212.
champ latéral, 186.
champ marginal, 200.
champ postanal, 198, 214, 216.
champ postérieur, 186, 212.
champ préanal, 213.
champ sous-costal, 197.
champ vannal, 206, 250.
chanterelle, 358.
charnière costale, 469.
Chéleutoptères (Phasmes), 186, 201, 255, 263, 423.
Chersodromia, 91.
Chiasognathines, 355.
Chironomides, 33, 279, 371.
Chorda, 221.

Source : MNHN, Paris

Chrysirldla, 287.
Chrysomélides, 346.
Chrysopides, 152, 154, 176, 179, 341, 490.
Cicadelles, 308.
Cicadides, 50, 170, 174, 182, 217, 245, 252, 321, 353.
Cicadiformes, 469.
Cicindélides, 225, 321, 355, 540.
cils terminaux, 331.
Cimicopsis, 355.
circulation du sang, 53.
Clavicornes, 177.
clavulus, 455.
clavus, 189, 211, 250, 455.
Cloeon, 382.
Clunio, 532.
coaptations alaires, 309, 459, 473, 553.
coaptation (avec appendice somatique), 319.
coaptation (avec le thorax), 320.
coaptation (des ailes antérieures entre elles), 317.
coaptation (des ailes postérieures avec l'abdomen), 323.
coaptation (des élytres sur l'abdomen), 322.
Coccides, 242, 245, 283, 302, 315, 325, 371.
Coccinella, 57.
Coccinelles, 371, 374.
Coccinellides, 346.
Coléoptères, 533.
Collas, 285.
Collembole, 1, 3.
collier, 19.
columelles, 34, 537.
complexe paiiorpoïde, 483.
convergence, 260.
Coprides, 365.
cordes, 358.
corde transverse, 421, 503.
cordon axillaire, 98.
cordon de Semper, 122.
corie (corium), 207, 250, 252, 455, 463.
Corises, 317.
corpora allata, 32, 273.
Corydalides, 487.
Corylophides, 295, 301.
costa secans, 147.
costagium, 524.
cotyle, 116.
couleurs, 43.
couplage des ailes, 310, 317, 452.
couplage amplexiforme, 314, 516.
coupole (Lowne), 326.
Coxeilus, 334.
Crambines, 191.
crête stridulatoire, 358.
criquet, 290.
Cryptocérates, 317.
cubital (espace), 197.
cubitale (nervure), 155, 185, 200.
cubitale postérieure (nervure), 156.
cubitulus, 526.
cuillerons, 199, 236, 529.
Cuicides, 41.
cuneus, 251, 456.
Curculionides, 91, 261, 271, 293, 302.
Cybister, 284.
Cyclorrhaphes, 71, 134, 299.
Cydnides, 366.
Cynipides, 294, 300.

Danaïdes, 35.
Danaus, 344.
Decticide, 296.
dégénérescence musculaire, 91.
Delphacines, 266.
Deltochilum, 279.
deltoïde (plaque), 110.
deltoïdes (ailes), 507.
dessins alaires, 46-48.
développement des ailes, 24.
Diacrisia, 359.
diagonale (nervure), 358.
Dicranura, 335.
Dictyopharides, 228.
Dictyoptères, 403.
Didymocephalus, 272, 461.
Dilar, 489.
dimorphisme saisonnier, 289.
dimorphisme sexuel, 274.
dimorphisme de Wallace, 282.
dinergate, 556.
Dioptides, 354.
diploptères, 189.
Diptères, 522.
Diptères brachyptères, 342.
disparition des nervures, 178.
discoïdale (cellule), 208, 218, 220.
disque, 254, 256, 536.
Dorcadion, 295.
Dorcus, 322.
dorsum, 231, 508.
Dracenia, 264.
Drepanepteryx, 490.
Drilides, 272.
Drosophiles, 273, 288, 324.
Drusus, 274.
Dryas, 343.
duplicipennes, 189.
Dynastides, 365.
Dytiques, 56.
Dytiscides, 258.
Dytiscus, 279, 284, 334.

écailles des ailes, 40.
écaille de la furcule, 187, 200.
écaille (moignon alaire) des termites, 201.
écaille de Lowne, 326.

Source : MNHN, Paris

écailles androconiales, 343, 510.
écailles sensitives, 332.
Élatérides, 546.
Eltringham (organe d'), 345.
élytres, 21, 243, 253-255, 290, 536.
Embioptères, 440.
embolium, 455.
Empidides, 91, 324.
endoptérygotes, 29, 483.
Enolcyla, 506.
Ensilères, 254.
épaulette, 104, 524.
Éphémères, 112, 113.
Éphéméroptères, 379.
Ephestia, 44, 46, 57.
Éphippigères, 357.
Epicnaptera, 262.
épines basales, 519.
épines costales, 524.
épipleure, 256, 536, 539.
épipleurite basalaire, 84, 85.
épipleurite subalaire, 84, 87.
Epitemna, 470.
équilibre pendant le vol, 371.
ergatogynes, 281, 555.
Érotylides, 295.
espaces alaires, 197.
espace basilaire, 225.
espace cubital, 197.
espace hypostigmatique, 229.
espace médian, 197, 225.
espace radial, 197.
Euplexoptères, 442.
Euproctis, 290.
Eurybrachides, 470.
Eusthenildae, 422.
Évanides, 190, 249.
excision axillaire, 235.
excision préanale, 235, 550.
excision préaxillaire, 235.
exoloma, 202.
Exoptérygotes, 24, 400.

Fannia, 462.
faux-plis, 194.
fibule, 505.
Flattides, 133, 247, 252, 347.
Flattoides, 261.
Forcipomyia, 373.
Forficules, 442.
formation des nervures, 124.
formes des ailes, 238.
Formica, 339.
Formicides, 315, 320, 323.
fourmis, 92, 195, 265, 281, 301, 305, 306, 338.
Franssenia, 241.
frein et soies frénulaires, 274, 311, 313, 495 (v. frenulum).
frenulum, 217, 230, 237, 311, 313, 505, 515, 529.
frenum, 230.
fréquence des battements, 372.
Fulgorides, 247, 252, 266, 347, 469, 470.

Gasteruption, 190, 249.
Gastrocercus, 261.
Gastropacha, 262.
glandes, 346.
glandes cérifères, 347.
glandes élytrales, 346.
Glugea, 308.
Goera, 505.
grattoir, 352.
grillon champêtre, 294.
grillottement, 356.
Gryllacrides, 194.
Grillides, 28, 75, 157, 185, 222, 225, 270, 356-358, 432.
Grylloïdalpides, 357.
Gryllus, 274, 288, 294, 296.
guanine, 35.
guêpes, 56, 94, 249, 338, 341, 348.
gymnoptères (insectes) [ailes sans écailles], 35.
Gyrinides, 319.

habitat, 283.
Haliplides, 319.
Haller, 487.
haltères, 324.
hame, 316.
hamules, 65, 316, 371, 505.
hamus, 459.
hanneton (Melolontha), 334, 365, 374.
Hemaris, 35, 511.
hématose, 59.
hémélytres, 243, 250, 455.
Hemeroblus, 486, 490.
hémimétaboles, 24.
Hemiphlebia, 389.
Hénicocéphales, 462.
Hépiales, 312, 335.
heptaploïde (sculpture), 258.
Hespéride, 343, 344.
Hétérocères, 335.
hétérodimorphisme, 267.
hétérodynames, 258.
hétérométaboles, 125, 400.
hétéroneures, 239, 514, 515.
Hétéroptères, 454.
Hicks (organe de), 326.
Hippoboscides, 322.
histoblaste, 29.
histologie des muscles, 72.
histolyse musculaire, 92.
holométaboles, 24, 29, 58, 127.
homodimorphisme, 282.
homoneures, 239, 514, 515.

Source : MNHN, Paris

Homoptères, 463.
Hoplia, 41, 276.
humérale (nervure transverse), 173.
Hybernia, 301.
Hydrophile, 540.
Hydroporus, 279.
Hygrobia, 364.
hygrophile, 289.
Hyménoptères, 548.
hyposligmatique (cellule, espace), 229.

Ichneumonides, 300, 549.
Insectes strepsiptères, 191.
Interaile, 21.
Interealaires, 168, 538.
Interstries, 258.
Ipides, 279.
isolement, 292.
Isoptères, 107, 411.
Issus, 252.
Ithone, 486, 487, 490.

Jassides, 266, 471.
joug (jugum), 312.
jugates, 515.
jugum, 167, 198, 214, 312, 543.

Kallima, 49, 262.

Labidoures, 442.
Lamellicornes, 177.
Lampyrides, 272.
Lasiocampides, 262.
Lasius, 265.
legnum, 236.
Lemmatophora, 19.
Lepidomyia, 41.
Lepidophora, 41.
Lépidoptères, 507.
Lépidoptères jugates, 215.
Lepidoselaga, 41.
Lépismides, 19.
Leptinolarsa, 17.
Leptoterna, 284, 461.
Leptotyphlus, 304.
Leptura, 334.
Leucospides, 190, 249.
Leuctrides, 191.
Libellule, 374.
ligne médiane, 469.
ligne nodale, 252.
lignes de Banks, 487.
lignes de rupture, 195.
Limnophilus, 274.
Lipoptena, 195, 307.
Lithoeolletidés, 240.
lobe jugal, 311, 312.
lobe huméral, 314.
Locusta, 290.
Locustides, 172.
loi d'alternance, 135.
Lonchoptera, 279.
Lorocera, 258.
Lucanides, 177, 355, 365.
Lucilia, 56, 266.
Lycaenides, 343.
Lycides, 19, 546.
Lymantria, 277, 286, 289.
Lyméxylonides, 177, 188, 268.
Lyristes, 252.

Machiloïde, 1.
Macroglosse, 374.
Maerolister, 320.
maeroptères, 268, 299.
macrotriches, 38, 123.
Malacodermes, 304, 546.
Mantides, 19, 215, 228, 408.
Mantispes, 487.
Mantoides, 410, 470.
Masarides, 190.
Mastotermes, 415.
Mécoptères, 493.
Mécoptéroïdes, 483, 484.
médian (espace), 197, 225.
médiastine-ale, 148.
medigium, 531.
médio-cubitale, 550.
Megaloprepus, 389.
Mégaloptères, 38, 40, 172, 483.
Meganeura, 389.
Meladema, 540.
Meloé, 546.
Melolontha (hannecton), 334, 365, 374.
membrane, 34.
membranule, 217.
Mengea, 547.
Mermis, 308, 556.
mermithaner, 556.
mermithergate, 556.
mermithogyne, 556.
Méropides, 497.
mesala, 21.
metala, 21.
métathélle, 302.
mieroptères, 268, 293.
microptérisme, 293.
Microptérygides, 313, 509.
Micropteryx, 515.
mierotriches, 37.
Mimetica, 263.
mimétisme du bourdonnement, 351.
mimétisme du vol, 351.
miroir, 225, 358.
modifications alaires, 230.
moignon alaire (écaille), 201.
Mormolyce, 538.
Morphos, 43.

Source : MNHN, Paris

mouches, 348, 371.
mouche bleue, 350, 351.
mouche domestique, 374.
moustiques, 184, 348, 373.
mouvements alaires, 369.
Muirla, 361.
Musca, 56, 70, 266.
Muscides, 337.
muscles accessoires, 79.
muscles à action directe, 84, 90.
muscles à action indirecte, 73.
muscles alaires, 68.
muscles axillaires, 88.
muscles basalaires, 85.
muscles de l'appareil ambulatoire, 83.
muscles (différence histologique), 71, 72.
muscles dorso-externes, 80.
muscles dorso-internes, 79.
muscles dorso-latéraux obliques, 78.
muscles dorso-longitudinaux médians, 71.
muscles dorso-ventraux, 76.
muscles horizontaux, 74.
muscles intrasegmentaires, 80.
muscles pleuraux antérieurs, 87.
muscles pleuraux postérieurs, 85.
muscles pleuro-sternaux, 81.
muscles subalaires, 87.
muscles tergo-pleuraux, 82.
muscles tergo-sternaux, 76.
muscles verticaux, 76.
Muscoïdes, 237.
mutations, 269.
mutilations, 265.
Mutillides, 300, 301, 303.
Mymarides, 178, 241.
Myrmecobosca, 265.
myrmécophiles, 265.
Myrméléonides, 152, 345.

Naucores (Is), 317, 320, 460.
Naucorides, 91.
navicule, 111.
neala, 2, 198, 214, 215.
nécrophores, 366.
Necydalis, 188.
Nématocères, 194, 299, 462.
Némoptères, 179.
Némoptérides (Planipennes), 490.
Néoptères, 2, 7, 253, 399.
Néoptilotes, 2.
néoténie, 272, 301.
Nèpe, 91.
Népides, 91.
Nepticula, 264.
nerfs (système nerveux), 60.
nervation, 120, 131, 295.
nervation archétype, 139.
nervation staphylinoïde, 177.
nervules transverses, 132.
nervures, 120.
nervures accessoires, 168, 215.
nervures accessoires marginales, 170.
nervure ambiante, 143, 170, 450, 467.
nervures anales, 159, 160, 185.
nervure en anneau, 170.
nervure auxiliaire, 148.
nervure axillaire, 159, 163.
nervures basses, 133.
nervure bordante, 170.
nervures brachiales, 550.
nervures concaves, 133.
nervures convexes, 133.
nervure costale, 143.
nervure costale accessoire, 148.
nervure cubitale, 155, 200.
nervure cubitale postérieure, 156.
nervures hautes, 133.
nervure indifférente, 150.
nervure intercalaire, 168, 538.
nervure intercalée, 153.
nervures jugales, 167, 215.
nervures longitudinales, 120, 132.
nervure marginale, 146.
nervure médiane antérieure, 151.
nervure médiane postérieure, 152.
nervure médiastinale, 148.
nervure nodale, 252.
nervures obliques, 149, 152, 358.
nervures pliales, 159.
nervure postale, 146.
nervure postcubitale, 158.
nervure postmarginale, 148.
nervure précostale, 112.
nervure pseudo-médiane, 152.
nervure radiale, 149.
nervures radiées, 162.
nervure retournante, 543.
nervure séparatrice, 159.
nervure sous-costale, 148.
nervure striduiante, 157.
nervure submarginale, 148.
nervure submédiane, 154, 162.
nervures transverses, 171.
nervures transverses anténodales, 174.
nervures transverses postnodales, 174.
nervure transverse du secteur, 173.
nervures vannales, 209.
nervures vestigiales, 179, 194.
Neurothemis, 391.
Névroptères, 484.
Névroptéroïdes, 483.
nexus, 489, 490.
noctuelles, 261, 354, 359.
nodules, 226.
nodulus, 451.
nodus, 174, 392.
nœud anal, 358.
Notodontides, 261.
Notonectes, 317, 320.

Source : MNHN, Paris

nourriture (influence sur le développement des ailes), 286.
Nycteribosca, 191, 322.
nygmata, 226, 551.
Nymphalide, 283, 289, 340, 343, 353.

oblongum, 220.
Odonates, 126.
Odonatoptères, 152, 175, 231, 310, 388.
Oedipode, 63, 132.
Oligonéoptères, 7, 215, 368.
oligoneures (insectes) (à nervures peu nombreuses), 178.
Oligoneuria, 381, 386.
Omophron, 258.
oreillettes, 232.
organes alaires particuliers, 329.
organes androconiaux, 343.
organes basaux, 326.
organes campaniformes, 333.
organes chordotonaux, 326.
organe de Eltringham, 345, 491.
organe de Hicks, 326.
organes odorifiques, 343.
organes particuliers, 223.
organes pulsatiles, 56.
organes respiratoires, 58.
organes scapaux, 326.
organes scolopidiaux, 340.
organes sensitifs, 329.
organes sensoriels des balanciers, 326.
organes sonores, 352.
organes stridulants, 274, 352.
organes trachéo-parenchymateux, 91.
organes tympanaux, 340.
Orméodidés, 240, 507.
Orthoptères, 107, 115, 427.
Orthorrhaphes, 299.
Orthosoma, 334.
Oryctes, 365.
Osmyles, 168, 341, 487.
Oxychila, 355.

Pachypus, 301, 304.
Paléodictyoptères, 3, 13, 172.
Paléoptères, 2, 7, 368, 378.
Paléoptilotes, 2.
Pallngenia, 381.
Panesthia, 195, 306, 403.
Panorpes, 61, 483.
Pantarbes, 527.
Papilio, 276, 285, 373.
Paranéoptères, 7, 368, 448.
paranota, 19.
paraptères, 21, 100.
Parnassiinés, 519.
pars stridens, 352.
parthénogénétiques (générations), 280.
Passalides, 33, 177, 362, 363.
patagia, 19, 517.
Paurométaboles, 400.
pédoncule articulaire, 258, 536.
peigne, 352.
peigne axillaire, 519.
Pemphigostola, 354.
pentaploïde (sculpture), 258.
Pepsis, 261.
perce-oreilles, 442.
Periplaneta, 57.
péripneustique, 16.
Peripsocus, 269.
Perlides, 148.
perte de la faculté de vol, 91.
Pétanoptères, 483.
phalènes, 261, 264.
Phanaeus, 385.
Phasgonura, 320.
Phasgonuride, 245.
Phasmes, 186, 201, 255, 263, 423.
Philosamia, 45, 127.
Phioca, 261.
Pholeuonidius, 304.
Phoride, 241.
Phromnia, 466, 471.
Phryganes, 499.
phthisaner, 556.
phthisergate, 556.
phthisogyne, 556.
Phyllies, 263.
Phylloenistis, 240.
Phylloxeras, 280.
Phylloxérides, 245, 315, 328.
physoneurie, 123, 341.
Phytocoris, 284, 461.
Pibrocha, 228.
Picromerus, 316.
Plérides, 98, 130, 374.
Pipunculides, 308.
Planema, 283.
Planipennes, 40, 178, 229, 483.
plaque apicale (médiane), 117, 119.
plaque axillaire postérieure, 112.
plaque basalaire épisternale, 84.
plaque charnière (base de l'aile), 110.
plaque deltoïde, 110.
plaque humérale, 103.
plaques médianes, 117.
plaque sigmoïde, 108.
plaque subalaire épimérale, 81.
plaque tégulaire, 102.
Plataspidiens, 190.
Platypleura, 19.
Plécoptères, 419.
plectrum, 352, 524.
Pleurota, 521.
plis, 180.
plis (position), 185.
plis (faux), 194.

Source : MNHN, Paris

pli cubito-anal, 181.
pli jugal (plica jugalis), 183, 198, 209, 214.
pli médian, 184.
pli subcostal, 186.
pli vannal (plica vannalis), 159, 181, 198, 209.
plica jugalis (pli jugal).
plicales, 159.
plicatipennes (insectes), 181.
Plicipennes, 499.
plumule, 237, 510, 529.
podoptères (Drosophiles), 23.
poecilandrie, 267, 283.
poecilogynie, 267, 284.
polymorphisme, 267, 461, 475, 532.
polymorphisme ergatogénique, 281.
polymorphisme hérédilaire, 276.
polymorphisme de juxtaposition, 281.
polymorphisme métagénique, 280.
polymorphisme oecogénique, 282.
polymorphisme parasitaire, 308, 556.
polymorphisme poecilandrique, 283, 461.
polymorphisme poecilogynique, 284, 461.
Polynema, 33.
Polynéoptères, 7, 368, 401.
polyphages, 220, 543.
ponticulus, 217.
Pontomyia, 33, 279, 532.
postalie, 21.
postale (nervure), 146.
postcubitale, 158.
postmarginale, 148.
postnodales, 174.
poststigmatique (cellule), 229.
post-triangulaire (cellule), 208.
préalle, 21.
préanale (excision), 235.
préaxillaire (excision), 235.
Precis, 289.
préhaltère, 237.
Prestwichia, 33, 240.
proala coriacea [crustacea] (élytres), 253.
processus chersodromien, 91.
production du son, 348.
progonie, 202.
proloma, 202.
prolongement notal antérieur, 97.
prolongement notal postérieur, 97.
prolongement pleural, 97.
Prophalangopsis, 157.
prothétélie, 19, 32.
Protoblattoïdes, 3.
prolocosta, 146.
Protoinsectes, 4, 10.
protoloma, 202.
protomésale (cellule), 222
proxacalyptère, 237.
Prunaspila, 355.
Pseudacrea, 283.
pseudalis, 104.
pseudocubitale, 154, 488
pseudoélytre, 241.
pseudohaltère, 241.
pseudomédiane, 488.
pseudoneurium, 180.
Pseudosphex, 261.
Psilopus, 525.
Psocoptères, 449.
Psophus, 360.
Psychides, 277, 520.
Psychodides, 345.
Psylla, 286, 315.
Psyllipsocus, 288, 291.
pteralia, 100, 105.
ptérergates, 305, 556.
Pterochroza, 263.
Pterodictya, 470.
Pteronarcys, 12, 420.
pteropega, 30.
Ptérophoridés, 240, 344.
pterostigma, 188, 227.
ptérothèques, 26, 57, 253.
pterygia, 239.
ptérygode, 104.
pterygostia, 7.
Ptérygotes, 7, 268.
Ptiloles, 1, 300.
Ptiliides, 39, 240, 301.
Ptinus, 41.
Ptycius, 26.
puccrons, 280.
Pycnopalpa, 261.
pyrales, 313, 344.
Pyramels, 42.
Pyrrhocoris, 46, 270, 288.

radial (espace), 197.
radiolimbaria, 179, 440.
ramellus, 549.
Ranatra, 459.
râpe, 352.
Raphidia, 486.
Raphidides, 487.
Raphidioptères, 191, 228.
rareté des formes aptères, 298.
Réduvides, 284.
régions alaires, 196.
région anale, 209.
région jugale, 211.
région préanale, 198.
région rémigiale, 198.
région vannale, 209.
régulation du vol, 371.
remigium, 198, 203.
respiration, 58.
rétinacle, 313, 515.
reversibilité des caractères, 296.
Rhagoletis, 286.
Rhipiphorides, 188.

Source : MNHN, Paris

Rhipiptères, 547.
Rhopalocères (Lépidoptères), 62, 244, 314, 335, 343.
Rhyacophila, 38, 505.
Rhynocypha, 390.
Rhyotbemis, 390.
Rhyphus, 38, 527.
Ricanides, 470.

Salganea, 195, 306, 403.
sang, 53.
Sarcophaga, 266.
Satrophylla, 245.
Satyrines, 341.
sauterelles, 264, 348.
sauterelles-feuilles, 263.
scabellum, 325.
scapula, 104.
Scarabaeus, 365.
Scarabéides, 177.
Schizodactylus, 192.
Sciara, 525.
scissure cunéale, 251.
sclérite anal, 531.
sclérites articulaires, 96, 100.
sclérite auxiliaire, 107.
sclérites axillaires, 105.
sclérite intermédiaire, 112.
sclérite pseudocostal, 524.
sclérite tergal anal, 110.
sclérite tergal médian, 109.
scoloparia, 340.
scolopophores, 326.
Scolytides, 18.
Scutellerines, 190.
secans (costa), 147.
secteur, 139.
secteurs intercalaires, 168, 180.
secteur médian, 152.
secteur radial, 149.
Semper (cordon de), 122.
sensilles, 333.
serrula, 366.
Sésles, 35, 351.
sétules, 524.
Sialides, 487.
Sialis, 489, 490, 550.
sigmoïde (plaque), 108.
sigmoidea, 102.
sillons, 180, 185.
sillon anal, 181.
sillon axillaire, 183.
sillon nodal, 184, 469.
Siphides, 19.
Simullides, 194.
Sitona, 91, 271, 295, 302, 342.
soies frénulaires, 311, 495.
soies jugales, 311.
soies sensitives, 329, 330.
son (production du), 348.
speculum, 225, 356.
Sphecomorpha, 260.
Sphingides, 35, 56, 261.
Sphinx, 335.
Sphodromantis, 409.
Spilomyia, 260.
Spilosoma, 283.
squame, 234, 236, 237, 529.
squamule, 104, 233.
Staphylinides, 295, 304, 543.
staphylinoïde (nervation), 177.
Staphylinus, 320.
stégoptères (insectes), 245, 463, 483.
Stenepteryx, 241.
Stenodyctia, 4.
sténoptères (insectes), 268.
Stenopteromymar, 241.
Sternocera, 318.
Sternorrhynques, 476.
Sternuchus, 261.
stigma, 227, 228.
stigmapophyse, 452.
Stréblides, 191, 322.
strepsiptère (insecte), 191.
Strepsiptères, 547.
stridulante, 157.
stridulation, 352, 356.
strigile, 352.
Stylopides, 268.
subalaire (épipleurite), 84, 87.
subcosta, 143, 148.
subimago, 27, 380.
submarginale, 148.
subnodus, 174.
substigmatique (cellule), 229.
Surcarta, 473.
suture basilaire, 195.
suture clavale, 189, 455.
suture élytrale, 317, 536, 539.
Sycoblella, 279.
Sycoscapter, 279.
Sycosoter, 288.
Syntomides, 511.
syntomoptères, 268.
Syrphides, 184, 194, 237, 260.
système nerveux, 60.
système symétrique central, 208.
système trachéen, 58.

Tabanides (taon), 56, 374.
tabida (vena), 184, 525.
Tachardia, 283, 302.
taches androconiales, 343.
Taeniochorista, 311.
Taenioptérygides, 191.
tambour, 354, 359.
taon (Tabanide), 56, 374.
tectiforme (aile), 245.
tegmen, 250, 254.
tegmina, 250, 455.

Source : MNHN, Paris

tegula (ae), 21, 102, 104, 115, 236, 469, 518, 524, 549.
Temnostoma, 260.
température (action sur le polymorphisme), 287.
tendo, 230.
Ténébrionides, 355.
terga, 21.
termen, 202, 231, 508.
Termitoxénilides, 324.
Tessarotomides, 366.
tête articulaire de l'élytre, 116.
tétraptères, 21, 242, 244.
Tettigadines, 353.
Telligometra, 471.
Tettigonilides, 157, 225, 270, 356, 357, 435.
théorie branchiale, 12.
théorie paranotale, 18.
théorie stigmatique, 15.
Thesophora, 359.
Thiridiidae, 264.
thyridiale (cellule), 226.
thyridies, 226, 496, 500, 504, 551.
Thysanoptères, 478.
thysanoptères (insectes), 240.
Thysanoures, 1, 5.
Tingitides, 19, 172, 251.
Tipulides, 371.
tornus, 231, 323, 396, 508.
Tortricide, 308, 344.
trachées alaires, 124.
trachées de membrane, 59.
trachéoles, 58, 130.
transverses, 173.
Trentonius, 288.
triade, 132.
triangle intercalé, 212, 222.
Trichius, 365.
Trichogramma, 308.
Trichogrammides, 178.
Trichoptères, 483, 499.
trigonulum, 394.
trigramma, 154.
trimorphisme, 284.
triploïde (sculpture), 258.
trochlée, 217, 230.
Troglides, 365.
troncatipennes (insectes), 253, 266.
Trox, 255.
tubérosité antérieure, 104.
tubérosité postérieure, 111.
tympan, 340, 356.
Typophyllum, 263.

ulnaire (nervure), 154.
ultrasons, 349.
umbone, 256.
unciniules, 36.
uncipennes, 36.

Vanessa, 46, 98, 287.
vanesses, 98.
vannus, 209.
vélocité, 372.
velum, 233.
vena arcuata, 167, 214, 543.
vena cardinalis, 167, 214.
vena dividens, 159, 212, 425, 429, 439.
vena plicata, 446.
vena spuria, 184, 194, 486, 525.
vena tabida, 184, 525.
Vespa (guêpe).
Vespides, 65, 190, 192.
vespiformes (Hyménoptères), 249, 260.
vibration, 350, 369.
vol des insectes, 368.
Volucelles, 14, 70, 351.

Zammara, 19.
zones, 199.
Zoraptères, 416.
Zygoptères, 163, 244.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

(Les chiffres entre parenthèses rapportent aux numéros des paragraphes)

Pages

AVANT-PROPOS 1

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE ANALYTIQUE DE L'AILE ET DE SES DÉPENDANCES

TECHNIQUES 5

Les ailes et les grandes divisions des insectes 8

Les ailes des Protoinsectes (4).
Modifications tergopleurales dues au développement du système alaire (8).
Les ailes des Insectes actuels (11).
Théories sur l'origine des ailes (11). — Théorie branchiale (12). — Théorie stigmatique (15). — Théorie paranotale (18). — Théorie parapodiale (23).
Particularités de développement (24). — Insectes hémimétaboles (24). — Insectes holométaboles (29).

La membrane et son revêtement 19

La membrane (34). — Revêtement de la membrane (36). — Microtriches (37). — Macrotriches (38). — Ecailles (40).
Morphologie et structure des dessins alaires (44). — Evolution du dessin alaire (46). — Analyse des dessins alaires (48).
Modification de la membrane (50).
Revêtement des élytres (51).

Appareil circulatoire (53) 25

Système trachéen (58) 26

Système nerveux (60) 27

Muscles alaires 29

Muscles à action indirecte (73).
Muscles à action directe, (84).
Dégénérescence musculaire et perte de la faculté de vol (91).
Insectes qui ne volent plus (92).

Articulation basale 34

Origine des sclérites articulaires (96) . . . . . .
Les sclérites articulaires (100). — Tegulae (102). — La plaque humérale (103). — La tegula (104). — Sclérites axillaires (105).
Cas particuliers (112).
Les plaques médianes (118).

Source : MNHN, Paris

Pages

Nervures et nervation 40
Définition (120). — Formation des nervures longitudinales (121). — Les trachées alaires et la formation des nervures (124). — Rôle des trachéoles (130).
La nervation (131).
Nervures longitudinales (132). — Costale (146). — Sous-costale (148). — Radiale (149). — Médiane (150). — Médiane antérieure (151). — Médiane postérieure (152). — Cubitale (154). — Cubitale antérieure (155). — Cubitale postérieure (156). — Vena dividens (159). — Nervures anales (160). — Nervures jugales (167). — Nervures intercalaires (168).
Nervures transverses (171). — Différentes sortes de transverses (173).
Disparition des nervures (178).

Plis 58
Origine des plis (180). — Position des plis (185). — Ailes enroulées (191). — Variations et oblitérations des plis (192). — Lignes de rupture (195).

Régions alaires 62
Champs (197).
Zones (199). — Remigium (203). — Région anale ou vannus (209). — Région jugale (214). — Cellules alaires (218).
Aires et organes particuliers (223). — Thyridies (226). — Bathmys (227).
Modification de la morphologie alaire par un autre organe somatique (230). — Tendo (230). — Torulus (231). — Oreillettes (232).
Aisle (233).
Cuillerons (236).

Forme des ailes et structures 73
Forme (238).
Structure (243).
Ailes membraneuses (213). — Ailes non pliantes (244). — Ailes pliantes (246).
Ailes cornées (250). — Hémélytres (250). — Élytres (253).
Convergence (mimétisme) (260).
Mutilations (265).

Polymorphisme alaire 81
Définition (267).
Origine du polymorphisme alaire (269).
Dimorphisme sexuel (271).
Conséquence du polymorphisme (275).
Polymorphisme héréditaire (276). — Polymorphisme métagénique (280). — Polymorphisme ergatogénique (281).
Polymorphisme oecogénique (282). — Polymorphisme du mâle (283). — De la femelle (284).
Influences (286). — Nourriture (286). — Température (287). — Dimorphisme saisonnier et hygrophilie (289). — Effets de groupe (290). — Isolement (292).
Brachyptérisme et microptérisme (293). — Brachyptérisme et nervation (295). — Réversibilité des caractères (296). — Rareté des formes aptères (298).
Aptérisme (300). — Conséquences de l'aptérisme (303). — Aptérisme traumatique (306).
Polymorphisme parasitaire (308).

Coaptations alaires (309) 93
Couplage des ailes antérieures et postérieures (310). — Lépidoptères (312). — Joug, frein, couplage amplexiforme (313) (314). — Autres Insectes (315).
Couplage des ailes antérieures entre elles (317).
Autres coaptations (319). — Coaptation des ailes avec un appendice somatique (319). — Avec le thorax (320). — Avec l'abdomen (322).

Source : MNHN, Paris

Pages

Balanciers 98
Définition (ou description) (324).
Organes sensoriels des balanciers (326).

Organes alaires particuliers 101
Organes sensoriels (329).
Soies sensorielles (330). — Cils sensoriels (331). — Ecailles (332).
Organes campaniformes (333).
Organes scolopidiaux (340).
Les organes sensoriels et la brachyptérie (342).

Glandes alaires 104
Organes odorifiques (343). — Glandes élytrales (346). — Glandes cérifères (347).

Production du son 106
Vibrations (350).
Bourdonnement (351).
Organes sonores (352).
Définition (352). — Action des ailes sur le thorax (353). — Frottement d'une patte contre une aile (354). — Frottement des ailes antérieures entre elles (356). — Frottement des ailes antérieures et postérieures (359). — Action des ailes sur l'abdomen (362).

Parasites (367) 112
Vol des insectes (369). 113
Mouvements alaires (369).
Équilibre et régulation du vol (371).
Fréquence des battements et vélocité (372).

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES AILES (376)

Caractères des ptérygotes (377). 119

Les Paléoptères. 119
Les Éphéméroptères (379).
Les Odonatoptères (388).

Les Néoptères. 128
Les Exoptérygotes. 128
Les Polynéoptères (401).
Les Blattoptéroïdes.
Les Dictyoptères (403). — Les Blattides (404). — Les Mantides (408).
Les Isoptères (411).
Les Zoraptères (416).
Les Orthoptéroïdes.
Les Plécoptères (419).
Les Chéleutoptères (423).
Les Orthoptères (427). — Les Gryllides (432). — Les Tettigonilides (435). — Les Acrididés (438).
Les Embioptères (440).
Les Dermatoptéroïdes.
Les Dermaptères (442).

Source : MNHN, Paris

Pages

Les Paranéoptères (448).
Les Hémiptéroïdes.
Les Psocoptères (449).
Les Hétéroptères (454).
Les Homoptères (463).
Les Thysanoptères (478).

Les Endoptérygotes.. 167
Les Oligonéoptères.
Les Névroptéroïdes.
Les Névroptères (484).
Les Mécoptéroïdes.
Les Mécoptères (493).
Les Trichoptères (499).
Les Lépidoptères (507).
Les Diptères (522).
Les Coléoptéroïdes.
Les Coléoptères (533).
Les Strepsiptères (547).
Les Hyménoptéroïdes.
Les Hyménoptères (548).

Bibliographie. 205
Index alphabétique. 235
Table des matières. 245

CONSEILLER TECHNIQUE ET ARTISTIQUE L. MÉRY

Achevé d'imprimer le 15 mai 1959.

Printed in France *Le Directeur-Gérant:* Prof. E. Séguy.

Imp. Labure, 9, rue de Fleurus, Paris-VI^e^. — 49509-1959.
Dépôt légal. — 2^e^ trimestre 1959.

Source : MNHN, Paris